Experimentell-ontogenetische und karyologische Untersuchungen an Uredinales

Dissertation
zur Erlangung
des Grades eines Doktors der Naturwissenschaften
der Fakultät für Biologie
der Eberhard-Karls-Universität Tübingen

vorgelegt von
Robert Bauer
aus Großbettlingen

1983

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41547603_0003

Experimentell-ontogenetische und karyologische Untersuchungen an Uredinales

Dissertation
zur Erlangung
des Grades eines Doktors der Naturwissenschaften
der Fakultät für Biologie
der Eberhard-Karls-Universität Tübingen

vorgelegt von
Robert Bauer
aus Großbettlingen

1983

UNIV.
LEIDEN
BIBL.

Tag der mündlichen Prüfung: 17. 2. 1983

Dekan: Professor Dr. K. P. Hadeler
1. Berichterstatter: Professor Dr. F. Oberwinkler
2. Berichterstatter: Professor Dr. W. Sauer

Die vorliegende Arbeit wurde unter Anleitung von Herrn Prof. Dr. F. Oberwinkler am Institut für Biologie I, Lehrbereich Spezielle Botanik, der Universität Tübingen angefertigt.

Herrn Prof. Dr. F. Oberwinkler danke ich für seine wertvollen Anregungen und Ratschläge, sowie für sein großes Interesse an meiner Arbeit.

Für anregende Diskussionen und intensive Unterstützung sei Herrn Dr. G. Deml besonderer Dank.

Für mannigfache Anregungen und Interesse an meiner Arbeit fühle ich mich Herrn Prof. Dr. W. Sauer, sowie Frau Thumm für die photographischen Arbeiten und den übrigen Mitarbeitern des Lehrbereiches Spezielle Botanik zu besonderem Dank verpflichtet.

Meiner Frau und meinen Eltern bin ich zu besonderem Dank verpflichtet.

Die Arbeit wurde von der Deutschen Forschungsgemeinschaft (SFB 76, Projekt N) finanziell unterstützt.

Im Text wurden folgende Abkürzungen verwendet:

GA	Glutaraldehyd
Herb. RB	Herbarium Robert Bauer
Herb. GD	Herbarium Günther Deml
REM	Rasterelektronenmikroskop
TEM	Transmissionselektronenmikroskop

In den Schemata wurden folgende Abkürzungen verwendet:

1	Sekundärsporenbildung = Keimungstyp 1
2	Suchhyphenbildung = Keimungstyp 2
3	Infektionshyphenbildung = Keimungstyp 3
A	Ascus
Ap	Appressorium
As	Ascospore
B	Basidiospore
Ba	Basidie
Bz	Basidienzelle
C	Chromosom(en)
H	Hefezelle
I	Infektionshyphe
PS	Protosterigma
S	Sterigma
Se	Sekundärspore
Sf	Suchfühler
Sh	Suchhyphe
Sp	Zentralspindel
a	Auskeimen
an	Anaphase
dN	degenerierter Kern
f	Fusion
h	homolog
i	Interphase
ia	Inaktivierung
m	Metaphase

p	Prophase
t	Trennung
te	Telophase
- te	- Telophase
vS	veg. Schleuderspore
wN	Wanderkern

INHALTSVERZEICHNIS

		Seite
I.	EINLEITUNG UND THEORETISCHE ÜBERLEGUNGEN ZUM THEMA	1
II.	MATERIAL UND METHODEN	13
III.	ERGEBNISSE UND DISKUSSION	21
TEIL A:	Morphologische und physiologische Untersuchungen	21
1.	Basidiosporen	21
1.1.	Gewinnung	21
1.2.	Keimung der Basidiosporen bei konstanten Keimbedingungen	21
1.2.1.	Zusammenfassung und Diskussion	39
1.3.	Änderungen während der Keimung	44
1.3.1.	Zusammenfassung und Diskussion	48
1.4.	Sekundärsporen	51
1.4.1.	Zusammenfassung und Diskussion	52
2.	Basidienzellen	57
2.1.	Keimung unter natürlichen Bedingungen	57
2.2.	Keimung der Basidienzellen unter Bedingungen, wie sie bei der Basidiosporenkeimung (1.2. und 1.3.) ausgewählt wurden	61
2.3.	Zusammenfassung und Diskussion	72
3.	Basidienentwicklung von Coleosporium tussilaginis	89
3.1.	Zusammenfassung und Diskussion	97
TEIL B:	Karyologische Untersuchungen	101
1.	Basidiosporen	101
1.1.	Zusammenfassung und Erklärungsversuch der unterschiedlichen Kernverhältnisse bei keimenden Basidio- und Sekundärsporen	117

2.	Basidienzellen	122
3.	Zusammenfassung und Diskussion	125
4.	Kernzyklus und Kernteilung	134
4.1.	Kernzyklus und mitotische Kernteilung bei der Sekundärsporenbildung von Coleosporium tussilaginis und Gymnosporangium clavariaeforme	134
4.2.	Die meiotische Kernteilung bei Gymnosporangium clavariaeforme	140
4.3.	Zusammenfassung und Diskussion	145
5.	Außergewöhnliche Kernzyklen	150
5.1.	Zusammenfassung und Diskussion	155
IV.	LITERATURVERZEICHNIS	158
V.	ERGEBNISÜBERSICHT	172

I. EINLEITUNG UND THEORETISCHE ÜBERLEGUNGEN ZUM THEMA

Die Uredinales sind eine Gruppe weltweit verbreiteter Parasiten von Farnen und Blütenpflanzen. Ihre Verbreitungseinheiten befinden sich überwiegend an den krautigen Teilen der Wirtspflanzen.

Bei Cummins (1959), Peterson (1974) und Savile (1976) sind Entwicklungsgänge von Rostpilzen in übersichtlicher Form dargestellt.

Das Wirtsspektrum weist die Farnroste als ursprünglichste Gruppe innerhalb der Uredinales aus. Ihr Entwicklungsgang kann deshalb als Grundtyp für alle Rostpilze angesehen werden.

Soweit bekannt, sind alle Farnroste obligat wirtswechselnd (heteroecisch). Ein Organismus parasitiert dabei in verschiedenen Kernphasen auf Pflanzen unterschiedlicher Arten. Im Laufe einer Vegetationsperiode entwickeln Farnroste in strenger Abfolge mehrere morphologisch, karyologisch und funktionell unterschiedliche Sporengenerationen: haploide Pyknosporen, dikaryotische Aecidiosporen, dikaryotische Uredosporen und haploide Basidiosporen.

In der Aufzählung sind die Teleutosporen nicht berücksichtigt. Sei können bei den Farnrosten nicht als eigenständige Sporenform aufgefaßt werden. Auf diese Problematik wird jedoch später näher eingegangen.

Die Funktionen der einzelnen Sporenformen können folgendermaßen beschrieben werden:

- Pyknosporen: Einleitung der Dikaryophase (Craigie 1927).
- Aecidiosporen: Übertragung des Pilzes auf den Dikaryontenwirt; Verbreitung.
- Uredosporen: Verbreitung.
- Basidiosporen: Übertragung des Pilzes auf den Haplontenwirt; Verbreitung.

Dabei ist nur die Basidiospore eine Meiospore. Alle anderen Sporen entstehen mitotisch.
Im Laufe der Stammesgeschichte wurde dieser Grundtyp mannigfaltig verändert: Sei es, daß Arten ihre gesamte Entwicklung auf derselben Pflanze abwickeln (autoecisch); sei es, daß eine oder mehrere Sporenformen unterdrückt (Brachytypus, Opsistypus, Mikrotypus, Leptotypus, Endotypus) oder wiederholt werden.

Der allgemeine Entwicklungsgang von Rostpilzen ist innerhalb der Basidiomyceten durch einige Besonderheiten gekennzeichnet:

- So entwickeln Rostpilze im Laufe einer Vegetationsperiode mehrere unterschiedliche Sporenformen.
- Auch in der Haplophase sind Rostpilze parasitisch.
- Die Haplophase ist obligat. Von den Basidiosporen ausgehend entwickelt sich ein monokaryotisches, parasitisches Hyphensystem. Andere Parasiten innerhalb der Basidiomyceten können ihre saprophytische Haplophase meist stark abkürzen. So kann die Haplophase bei Ustilago nuda auf die Basidienzelle beschränkt sein (Gäumann 1964).

Die Uredinales werden innerhalb der Basidiomyceten den Phragmobasidiomyceten zugeordnet. Während und nach der meiotischen Kernteilung wird die Basidie quergeteilt, so daß sie im reifen Zustand aus vier hintereinander liegenden Zellen besteht. Im Gegensatz dazu bleiben die Basidien der Holobasidiomyceten ungeteilt.
Seit langem wird kontrovers diskutiert, ob die Phragmobasidie als abgeleitet oder ursprünglich zu interpretieren ist. Janchen (1923) interpretiert sie als abgeleitet, weist aber schon darauf hin, daß diese Frage im morphologischen Vergleich der Basidien allein nicht zu beantworten ist. Er leitet

die stichische Phragmobasidie, wie sie die Uredinales, Ustilaginales sensu Oberwinkler (1978), Auriculariales und Septobasidiales besitzen, von Holobasidien des Tulostomatyps ab. Als Begründung führt er an, daß ein phylogenetischer Erklärungsversuch nicht nur morphologisch zulässig, sondern auch ökologisch verständlich sein muß. Gerade unter den Phragmobasidiomyceten gibt es Parasitengruppen, deren Arten hoch wirtsspezifisch sind. So können sich Arten der Uredinales und Ustilaginales s.str. nur in ganz bestimmten Pflanzen entwickeln. Die meisten Brandpilze befallen nur spezifische Organe ihrer Wirtspflanzen. Arten der Septobasidiales gehen eine komplizierte Lebensgemeinschaft mit Insekten ein.

Eine solche extreme Anpassung an andere Organismen muß sich in langer Zeit entwickelt haben. Es ist deshalb nicht einzusehen, daß Parasiten, die ihre gesamte Ontogenie in Anpassung an die neue Lebensweise verändert haben, wieder saprophytisch wurden. Janchen leitet deshalb die meist parasitischen Phragmobasidiomyceten von den überwiegend saprophytischen Homobasidiomyceten ab.
Neuere Erkenntnisse lassen den Schluß zu, daß die Phragmobasidiomyceten gegenüber den Holobasidiomyceten wohl als ursprünglicher zu interpretieren sind. So sind die Septenporen meist einfacher gebaut. Der Zentralporus der Uredinales (Ehrlich et al. 1968; Coffey et al. 1972; Jones 1973; Robb et al. 1973 und Sebald 1977, Khan und Kimbrough 1982), Septobasidiales (Dykstra 1974 und Sebald 1977) sowie von parasitischen Arten der Auriculariales (Sebald 1977, Khan und Kimbrough 1972) kann noch mit Septenporen der Ascomyceten verglichen werden (Kreger-van Rij und Veenhuis 1969). Auch die Ustilaginales besitzen im Gegensatz zu den holobasidialen Tilletiales keinen Doliporus - Parenthesom Komplex (Deml 1977).

Komplex gebaute Doliporen sind für Homobasidiomyceten charakteristisch (Girbardt 1958; Moore und McAlear 1962; Thielke 1972, 1978; Khan und Kimbrough 1982).

Rostpilze haben neben den Septenporen noch zusätzlich Merkmale, die üblicherweise für Ascomyceten typisch sind. Hier sind anzuführen: bipolare Fortpflanzungssysteme, rudimentäre Geschlechtsorgane und asexuell entstehende Fruktifikationsformen. Auch die Spindelpolkörperchen scheinen in ihrer Morphologie denen von Ascomyceten ähnlich zu sein (Heath und Heath 1976; Littlefield und Heath 1979). Bei Phragmobasidiomyceten und nah verwandten Holobasidiomyceten (Oberwinkler 1978) sind in der Haplophase noch verschiedene Wuchsformen verwirklicht. Neben Hyphen können Hefen und Schleudersporen gebildet werden. Die Hefeknospung ist eine einzellige, vegetative Vermehrung. Bei Algen und Protozoen wird die Vermehrung der Zellen auf der Einzellerstufe (z. B. Schizotomie) als ursprünglich interpretiert. Im Vergleich dazu muß die Hefeknospung wohl ebenfalls als phylogenetisch ursprünglich angesehen werden.

Homobasidiomyceten knospen nicht hefeartig. Sie scheinen weithin in ihrer Ontogenie "erstarrt" zu sein. Ihre Meiosporen keimen mit Hyphen, diese verflechten sich zu Fruchtkörpern, an denen Meiosporen gebildet werden.

Zusammenfassend lassen sich zwei Postulate formulieren:

- Phragmobasidiomyceten sind in ihrer Ontogenie und Morphologie dem gemeinsamen Vorfahren ähnlicher als Homobasidiomyceten.
- Der Parasitismus muß als abgeleitet interpretiert werden.

Daraus läßt sich ableiten, daß die eigentliche Evolution der Basidiomyceten wohl im saprophytischen Bereich verlief. Von dieser "Grundevolution" dürften

zu verschiedenen Zeiten immer wieder Gruppen ausgeschert sein. Sie haben sich wieder aufgespalten, was zu der heutigen Formenvielfalt geführt hat. Einige der ausgescherten Sippen sind zum Parasitismus übergegangen. Auf die Uredinales bezogen ist es nicht ausgeschlossen, daß sie trotz ursprünglicher Merkmale Endglieder einer isolierten Evolutionsreihe sind.

Nach Basidientyp und Ontogenie lassen sich vier Gruppen von Pflanzenparasiten innerhalb der Basidiomyceten unterscheiden. Diese Gruppen müssen nicht unbedingt verwandtschaftlich homogen sein. Es sind dies:

1. Die stichophragmobasidialen Parasiten auf grünen Pflanzen. Dazu gehören Uredinales, Ustilaginales sensu Oberwinkler (1978), sowie parasitische Vertreter der Auriculariales. Das Wirtsspektrum umfaßt Moose, Farne und Blütenpflanzen.
2. Die phragmo- und holobasidialen Mycoparasiten. Diese Gruppe umfaßt die Carcinomycetaceen (Oberwinkler und Bandoni 1982; Bauer et al. 1982), sowie parasitische Arten der Tremellales und Auriculariales (Bandoni 1961; Bezerra und Kimbrough 1978; Oberwinkler und Bandoni 1981).
3. Holobasidiale Heterobasidiomyceten, die krautige Teile ihrer Wirtspflanzen parasitieren. In diese Gruppe sind die schwer einzuschätzenden Exobasidiales, Tilletiales und Cryptobasidiales einzuordnen (Oberwinkler 1978).
4. Holzzerstörende Homobasidiomyceten. Viele Arten der Aphyllophorales gehören in diese Gruppe.

In Bezug auf die Uredinales stellt sich die Frage, ob die Sippen der Gruppe 1 verwandtschaftlich eng

zusammenstehen. Rostpilze zeichnen sich innerhalb dieser Gruppe durch einige Besonderheiten aus. Nachstehend soll auf diese Problematik näher eingegangen werden.

Betrachtet man die Wirtsspektren rezenter Rostpilzsippen unter Berücksichtigung der Evolution ihrer Wirtspflanzen, so läßt sich vermuten, daß Rostpilze zuerst auf Farnen aufgetreten sind und von dort die neu entstandenen Spermatophytengruppen besiedelt haben. So gibt es Sippen mit einem Wirtswechsel Farne - Gymnospermen, Gymnospermen - Angiospermen und Angiospermen - Angiospermen. Anhand der Wirtsspektren morphologisch einheitlicher Sippen kann so unter rezenten Verhältnissen auf eine phylogenetische Abfolge geschlossen werden.

Es sind keine Pilzgruppen bekannt, die einen den Rostpilzen vergleichbaren Wirtswechsel durchführen. Entwicklungsgeschichtlich dürfte er deshalb eine völlige Neuerwerbung sein. Das würde bedeuten, daß die phylogenetischen Vorläufer der heutigen Uredinales ursprünglich nicht wirtswechselnd waren. In dieser Hinsicht ist es erstaunlich, daß alle bekannten Farnroste heteroecisch sind.

Zudem haben alle bekannten Farnroste einen vollständigen Entwicklungsgang. Der zu fordernde Bauplan eines Farnrostes mit primärer Autoecie ist rezent nicht verwirklicht. Es ist jedoch denkbar, daß die rezenten auricularialen Moos- und Farnparasiten von solchen nicht wirtswechselnden Rostvorläufern abstammen. Neben dem Parasitismus deuten vor allem die Morphologie der Basidien (Stanley 1949; Leppik 1965) und die Feinstruktur der Septenporen auf eine enge Verwandtschaft zu den Uredinales hin. So besitzen Eocronartium muscicola und Herpobasidium filicinum einen den Uredinales ähnlichen einfachen Porus (Sebald 1977; Khan und Kimbrough 1982), während im Gegensatz dazu saprophytische Auriculariales

einen Doliporus - Parenthesom Komplex aufweisen (Sebald 1977; McLaughlin 1980; Khan und Kimbrough 1982).

Eine parasitische Haplophase, wie sie die Uredinales ausbilden, ist bei den auricularialen Moos- und Farnparasiten nicht bekannt. Die Vorläufer der Uredinales dürften demnach in der Haplophase saprophytische Primitivformen gewesen sein. Ihr Entwicklungsgang konnte auch ohne die von den rezenten Rostpilzen gebildeten asexuellen Sporenformen aufrechterhalten werden. Die Rostpilze dürften sich vor allem dadurch abgespalten haben, daß ihre Vorläufer auch in der Haplophase zu einer parasitischen Lebensweise übergegangen sind. Vielleicht ist dieser Wechsel in der Ernährungsweise erst mit dem Auftreten der Gymnospermen in der Erdgeschichte vollzogen worden. Darauf deuten die Verhältnisse bei den rezenten Uredinales hin. Es ist merkwürdig, daß Farne nur in der Dikaryphase von Rostpilzen parasitiert werden, während die Haplophase sich auf Gymnospermen befindet. Auch innerhalb der Pucciniastraceen sind alle Arten in der Haplophase auf Gymnospermen konzentriert, während der Dikaryophyt im Wirtsspektrum breiter gestreut ist. Dies gilt mit Ausnahme der Gattung Gymnosporangium für alle sonstigen heteroecischen Gymnospermenroste.

Es kann nicht ausgeschlossen werden, daß die wohl in der Haplophase saprophytischen Vorläufer der heutigen Uredinales verwandtschaftlich eng mit den Vorgängern der rezenten Ustilaginales s. str. verbunden waren. Die Entwicklung der Rostpilze zu den heutigen Formen ist jedoch als eine selbständige Evolutionsreihe aufzufassen, da bereits Farnroste in ihrer Ontogenie nicht mehr vergleichbar mit anderen Phragmobasidiomycetengruppen sind.

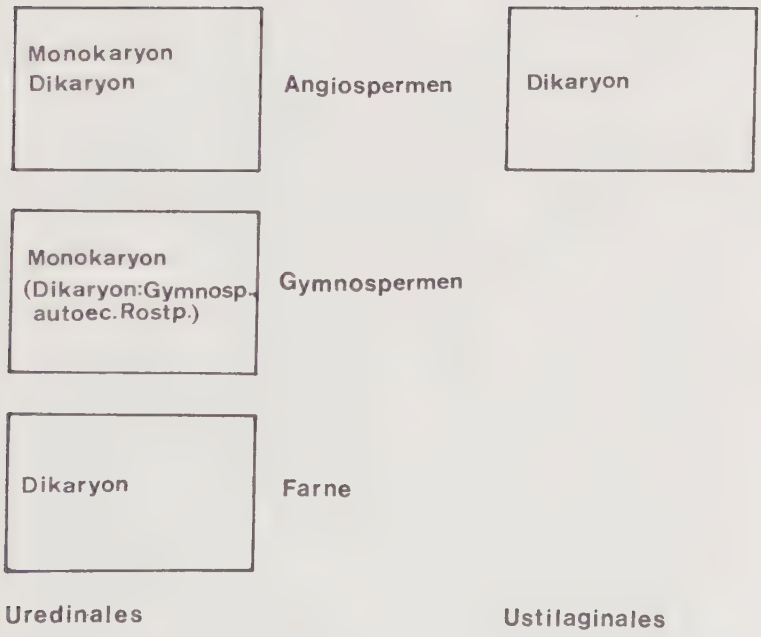
Der Vergleich von Rostpilzsippen anhand ihrer Wirts-

spektren zeigt zudem deutlich, daß verdickte und überdauerungsfähige Probasidien, die eine selbständige Verbreitungseinheit sind, erst im Laufe der Stammesgeschichte entstanden sind. Teleutosporen werden nur von abgeleiteten Sippen wie z. B. den Pucciniaceen ausgebildet. Die zartwandigen Probasidien der Pucciniastraceen, Chrysomyxaceen und Melampsoraceen können dagegen nicht als eine eigenständige Sporengeneration aufgefaßt werden. Sie können nach Oberwinkler (1977) als einfache, auriculariale Basidien interpretiert werden.

Ähnliche Verhältnisse könnten auch bei den Ustilaginales s. str. vorliegen. In dieser Gruppe sind nur Arten mit verdickten Probasidien (Teliosporen) bekannt. Sie stellen eine eigene Verbreitungseinheit dar. Untersuchungen an Ustilagoarten haben gezeigt, daß Teliosporen im Wirtsgewebe aus sporogenen Hyphenzellen entstehen. Während die Hyphenwand verschleimt, wird die eigentliche Sporenwand gebildet (Langdon und Fullerton 1975; Deml et al. 1981).

Bei den Farnrostgattungen ist das perfekte Stadium nur schwer zu finden, obwohl Uredolager auf ein perfektes Stadium im Farnblatt hinweisen. Die Probasidien werden von interzellularen, als auch von intrazellularen Hyphen gebildet (Pady 1933).
Sie sind zartwandig.

Die vorliegenden Daten zeigen, daß sowohl die Brandsporen der Ustilaginales als auch die Farnrostprobasidien im Wirtsgewebe aus Hyphenzellen entstehen, wobei die Rostprobasidien zartwandig bleiben. In Homologie zu den Rostpilzen könnten sich die Probasidien der Ustilaginales erst später zu einer selbständigen und überdauerungsfähigen Verbreitungseinheit entwickelt haben. Anhand des Wirtsspektrums der Ustilaginales kann im Gegensatz zu den Uredinales auf diese Entwicklung nicht geschlossen werden. Sippen auf ursprünglichen Wirten sind nicht bekannt (Schema 1).



Schema 1: Wirtswahl von Uredinales und Ustilaginales.

Es kann folgende Bilanz gezogen werden:

- Brandpilze mit verdickten und überdauerungsfähigen Probasidien auf Farnen und Gymnospermen sind nicht bekannt.
- Brandpilze mit zartwandigen Probasidien sind ebenfalls nicht bekannt.

Im Gegensatz zu den Uredinales sind bei den Ustilaginales morphologisch einfache Arten auf ursprünglichen Wirten nicht bekannt. Der systematisch ungeklärte Anschluß der Ustilaginales innerhalb der Phragmobasidiomyceten ist unter anderem auf solch fehlende Formen zurückzuführen. Warum unterscheiden sich die Uredinales und die Ustilaginales so deutlich in ihrem Wirtsspektrum?
Ausgehend von der Situation bei Rostpilzen soll versucht werden, worauf dies zurückzuführen ist.

Brandsporen werden in verschiedenen Geweben von Pflanzen gebildet. Zur Zeit der Sporenreife wirken die befallenen Organe verbrannt. Nur durch das massive Auftreten der Brandsporen kann der Parasit in der Natur überhaupt gefunden werden. Ein Brandpilz mit unscheinbaren, noch nicht verdickten Probasidien kann nur durch Zufall entdeckt werden. Uredolager, die bei den Farnrosten auf ein perfektes Stadium im Blatt hinweisen, werden von den Brandpilzen nicht ausgebildet. Es ist durchaus möglich, daß Brandpilze mit zartwandigen Sporen auf primitiven Wirten in der Natur auftreten. Homolog zu den Verhältnissen bei den Rostpilzen dürften echte Brandsporen erst später in der Stammesgeschichte aufgetreten sein. Die Ustilaginales bilden ihre Brandsporen in Angiospermen aus. Mit Ausnahme der Gattung Gymnosporangium bilden Rostpilze echte Teleutosporen ebenfalls nur auf Angiospermen aus.

Das Wirtsspektrum der Gymnosporangiumarten ist innerhalb der Pucciniaceen einzigartig. Möglicherweise hat sich die Gattung im Wirtsspektrum sekundär zurückentwickelt.

Die unterschiedlichen Wirtsspektren von Uredinales und Ustilaginales könnten darauf zurückzuführen sein, daß

- Brandpilze auf primitiven Wirten in der Natur zwar auftreten, aber noch nicht gefunden worden sind.
- sich Rostpilze durch den Übergang zur parasitären Lebensweise in der Haplophase neue Wirtskreise erschlossen haben.

Wichtigstes Kriterium in der Systematik der Basidiomyceten ist die Basidie. Ähnlich der Stellung der Blüten in der Systematik von höheren Pflanzen geht man bei Basidiomyceten davon aus, daß sich Baupläne stark ändern können, die Form der Basidie aber nahezu gleichbleibt. Gerade aber in der Form der Basidien unterscheiden sich die Uredinales von den Ustilaginales (Gäumann 1964). Im Gegensatz zu den Rostpilzen bilden die Brandpilze keine Basidioschleudersporen aus. Nach Moore (1972) entstehen ihre Basidiosporen mitotisch, wobei eine Basidienzelle mehrere Sporen abgliedern kann. Außerdem keimen die Basidiosporen von Uredinales und Ustilaginales unterschiedlich aus: Bei Brandpilzen knospen sie meist hefeartig und bilden keine Sekundärsporen. Von den Basidiosporen der Rostpilze ausgehend entwickelt sich ein parasitäres Hyphensystem oder es werden Sekundärsporen gebildet.

Das sich aus den Basidiosporen oder Sekundärsporen entwickelnde Mycel wird nur in lebenden Pflanzen ausgebildet. Grambow (1979) konnte am Beispiel von Puccinia graminis zeigen, daß die Interzellularen der eigentliche Lebensraum der Rostpilze sind. In ihrer Wirtswahl sind die Rostpilze hoch spezialisiert. Dies gilt auch für die von den Basidiosporen gebildeten Infektionshyphen. So können sie z. B. bei der Gattung Coleosporium nur Arten der Gattung Pinus

infizieren; Gymnosporangiumarten parasitieren hauptsächlich auf Maloideen (Kern 1973).

Zusammenfassend läßt sich festhalten:

- Rostpilze unterscheiden sich von den anderen stichophragmobasidialen Pflanzenparasiten vor allem durch ihre parasitäre Lebensweise in der Haplophase. Diese wird durch die Basidiosporen eingeleitet.
- Rostpilze unterscheiden sich zusätzlich von den Ustilaginales in der Art der Entstehung und Keimung der Basidiosporen.

Von Arten der Uredinales liegen jedoch nur geringe Kenntnisse vor, welche Faktoren die Entstehung und Keimung der Basidiosporen beeinflussen. Deshalb wurden verschiedene Arten der Uredinales zur Analyse morphologischer, physiologischer und karyologischer Merkmale bei der Einleitung der Haplophase ausgewählt.

II. MATERIAL UND METHODEN

1. Liste der untersuchten Arten

a. Coleosporium campanulae (Persoon) Lév.
   - auf Campanula scheuchzeri Vill.
   Deutschland, Baden-Württemberg, Tübingen,
   Botanischer Garten, 24. 9. 80, Bauer, Herb.
   GD 1003.
   - auf Campanula rapunculoides L.
   Deutschland, Baden-Württemberg, Tübingen,
   Botanischer Garten, 25. 9. 80, Bauer, Herb.
   GD 1006.
   - auf Campanula persicifolia L.
   Deutschland, Baden-Württemberg, Tübingen,
   Botanischer Garten, 25. 9. 80, Bauer, Herb.
   GD 1007.

b. Coleosporium petasites Lév.
   auf Petasites officinalis M.
   Deutschland, Baden-Württemberg, Bebenhausen,
   Schönbuch, Goldersbach, 16. 10. 81, Bauer,
   Herb. RB 417.
   Deutschland, Baden-Württemberg, Lustnau, Bundes-
   straße, 16. 10. 80, Bauer, Herb. RB 204.

c. Coleosporium senecionis (Persoon) Fries
   auf Senecionis fuchsii Gmel.
   Deutschland, Baden-Württemberg, Tübingen,
   Schönbuch, Teller-Klinge, Bauer, 26. 9. 80,
   Herb. GD 1010.

d. Coleosporium tussilaginis (Persoon) Lév.
   auf Tussilago farfara
   Deutschland, Baden-Württemberg, Tübingen,
   Botanisches Institut, 24. 9. 80, Bauer, Herb.
   GD 1004.

e. Cronartium asclepiadeum (Willdenow) Fries
auf Vincetoxicum nigrum
Deutschland, Baden-Württemberg, Tübingen, Botanischer Garten, 24. 9. 80, Bauer, Herb. GD 1000.

f. Gymnosporangium clavariaeforme (Jacquin) de Candolle
auf Juniperus communis L.
Deutschland, Baden-Württemberg, Nürtingen, Hausgarten, 24. 7. 79, Bauer, Herb. GD 849.

g. Gymnosporangium sabinae (Dickson) Winter
auf Juniperus sabina L.
Deutschland, Baden-Württemberg, Nürtingen, Hausgarten, 16. 7. 80, Bauer, Herb. RB 144.

h. Melampsora carici-caprearum Klebahn
auf Salix caprea L.
Deutschland, Baden-Württemberg, Bebenhausen, Goldersbachtal, 24. 10. 80 - April 81, Bauer, Herb. RB 302.

i. Phragmidium violaceum (Schultz) Winter
auf Rubus fruticosus L.
Deutschland, Baden-Württemberg, Tübingen, Botanisches Institut, 13. 11. - April 81, Herb. RB 377.

j. Puccinia malvacearum Bert.
auf Althaea rosea
Deutschland, Baden-Württemberg, Nürtingen, Hausgarten, 24. 7. 80, Bauer, Herb. RB 154.

Die Basidiosporenkeimung wurde bei allen aufgeführten Arten untersucht.
Die Keimung der Basidienzellen wurde bei den unter a., b., c., d., e., f., g., i. aufgeführten Arten untersucht.

2. Nährmedien

Für die Keimungsversuche wurden folgende Medien verwendet:

YM-Medium: Hefeextrakt (Difco) 4, Malzextrakt (Löflund) 10, Glucose 4, Agar 2 - 100 g (g/l entmineralisiertes Wasser).

MYP-Medium: Malzextrakt (Oxoid) 7, Hefeextrakt (Difco) 1, Soyapepton (Difco) 1, Agar 2 - 100 (g/l entmineralisiertes Wasser).

Wasseragar: Agar 2 - 100 (g/l entmineralisiertes Wasser).

3. Gewinnung und Keimung der Basidiosporen

- Coleosporium campanulae, Coleosporium petasites, Coleosporium senecionis, Coleosporium tussilaginis, Cronartium asclepiadeum, Puccinia malvacearum

Als Ausgangsmaterial dienten Blätter, die mit den Parasiten befallen waren. Reife Basidienlager bzw. Teleutosporenlager wurden ausgeschnitten und mit 1,5%igem Wasseragar an den Deckel von Petrischalen geklebt.

- Gymnosporangium clavariaeforme, Gymnosporangium sabinae

Zur Reifezeit wurden Teleutosporenlager von den Zweigen abgeschnitten, für 5 Minuten in Leitungswasser getaucht (Pady und Kramer 1971) und mit 1,5%igem Wasseragar an den Deckel der Petrischalen geklebt.

- Phragmidium violaceum, Melampsora carici-caprearum

Im 14tägigen Abstand wurden Proben aus der Natur entnommen. Anschließend wurden die Teleutosporen auf ihre Keimfähigkeit hin untersucht.
Reife Teleutosporenlager wurden ausgeschnitten und mit 1,5%igem Wasseragar an den Deckel der Petrischalen festgeklebt.
In die Petrischalen wurde Wasseragar, Hefemalzagar und MYP-Agar als Keimungssubstrat eingegossen.

Bei der Keimung auf Glas bzw. dem natürlichen Wirt wurden Glasobjektträger bzw. die entsprechenden Wirtsblätter in die Petrischalen gelegt.
Bei der Keimung in Wasser verwendete ich 2%ige Agarplatten. In Quadraten von ca. 2 cm Kantenlänge wurde der Agar ausgeschnitten und der ausgeschnittene Teil mit entmineralisiertem Wasser aufgefüllt.
Die Platten wurden bei 10, 16 und 22 Grad Celsius incubiert. Die Keimversuche wurden sowohl bei Tageslicht als auch bei Dunkelheit durchgeführt. Die Basidiosporen fallen auf die Unterlage und keimen dort aus. Die Sporulationszeit wurde so gewählt, daß möglichst viele Sporen einzeln auf dem Substrat zu liegen kommen. Danach wurde der Deckel der Petrischalen gewechselt und die Platten wieder incubiert.

Bei den karyologischen Untersuchungen hat sich bald gezeigt, daß sich die Kernverhältnisse sehr schnell ändern können. Um zu richtigen Aussagen zu kommen war es deshalb notwendig, möglichst viele Sporen in der gleichen Keimungsphase zu bekommen. In oft tagelangen Vorversuchen wurde der optimale Sporulationsgrad der Teleutosporen ermittelt. Erst dann wurde der Deckel mit den Teleutosporen auf die richtige Unterlage gesetzt. Die Sporulationszeit konnte so auf 10 Minuten begrenzt werden. Danach wechselte ich den Deckel der Petrischalen. Die Platten wurden wieder incubiert.

4. Gewinnung und Keimung der Basidienzellen

Bei den Coleosporiumarten war es notwendig, einzelne Basidien aus dem Lager herauszupräparieren und auf die entsprechenden Unterlagen zu übertragen. Es wurden nur solche Basidien verwendet, die noch nicht mit Sterigmen gekeimt waren.
Bei den übrigen Arten wurden die Teleutosporenlager zu mehreren in Petrischalen mit 1,5%igem Wasseragar gesetzt. Die Incubation erfolgte bei 10, 16 und 22 Grad Celsius. Mit Metabasidien gekeimte Teleutosporen wurden so auf die anderen Unterlagen übertragen, daß die Basidie in Kontakt mit der Unterlage kommt. Als Keimungsunterlagen wurden die gleichen Substrate verwendet wie bei der Basidiosporenkeimung. Auch die Incubation erfolgte unter gleichen Bedingungen.

5. Lichtmikroskopie

Zur Überprüfung des Entwicklungszustandes der einzelnen Lager wurden unter der Stereolupe angefertigte Handschnitte in 10%iger KOH mit dem Lichtmikroskop untersucht. Die Keimungsstadien wurden in dest. Wasser mikroskopiert. Bei den Kernfärbungen erwies es sich als günstig, in Entellan (Merck) eingebettete Dauerpräparate zu mikroskopieren.
Es wurde ein Zeiss-Standard-Mikroskop verwendet mit Phasenkontrasteinrichtung und Aufsetzkamera.

6. Transmissionselektronenmikroskopie

Die transmissionselektronenmikroskopischen Untersuchungen erfolgten an Frischmaterial. Die Präparation wurde in folgenden Schritten durchgeführt:

- Ausschneiden der Proben aus den Fruchtkörpern mit einer entfetteten Rasierklinge zu Blöckchen mit einer maximalen Kantenlänge von 2 mm.
- Vorfixieren mit 2,5 % GA in 66 mM Phosphatpuffer nach Sörensen (Ruthmann 1966), pH 7,2, im Exikkator mehrere Stunden bis Tage.
- Auswaschen des Fixans mit Puffer, eine Stunde bei sechsmaligem Austauschen.
- Fixieren
  a. mit 1,5%iger, wäßriger $KMnO_4$-Lösung, 30 Minuten bei Raumtemperatur,
  b. mit 1%iger OsO_4 in Puffer, 2 Stunden bei Raumtemperatur unter Lichtabschluß,
- Auswaschen mit bidest H_2O, 1 Stunde bei sechsmaligem Austauschen.
- Kontrastieren mit 1%iger Uranylacetatlösung, 1 Stunde bei Raumtemperatur unter Lichtabschluß.
- Auswaschen mit bidest H_2O, 1/2 Stunde bei dreimaligem Austausch
- Entwässerung mit unvergälltem Alkohol, aufsteigende Alkoholreihe 50, 70, 85, 95, 100 % jeweils 10 Minuten.
- Einbettung in ERL nach Spurr (1969).
- Anfertigung von Ultradünnschnitten mit einem Reichert Ultramikrotom UmO3 mit Glasmesser.
- Nachkontrastieren der Dünnschnitte mit Bleicitrat nach Reynolds (1963).
- Untersuchung des Präparates mit einem Zeiss EM 9 S-2. Das Photomaterial stammt von Dupont (Graphic Arts Film).

7. Rasterelektronenmikroskop

Die rasterelektronenmikroskopischen Untersuchungen wurden an Frischmaterial nach Kritisch - Punkt -

Trocknung der Objekte nach Sautter (1978) durchgeführt. Die Präparation umfaßte folgende Schritte:

- Zerkleinern der Proben auf ca. 4 mm Kantenlänge.
- Vorfixieren mit 2,5 % GA in 6 mM Phosphatpuffer nach Sörensen (Ruthmann 1966) über ein bis mehrere Tage
- Waschen in Pufferlösung pH 7,2 bei sechsmaligem Austausch über 1 h.
- Fixierung mit gepufferter 1%iger OSO_4-Lösung, 2 h bei Raumtemperatur.
- Waschen in Aqua bidest. über 1 h.
- Entwässerung durch ansteigende Alkoholreihe (10, 30, 50, 70, 90, 96, 100, 100 %).
- Ersetzen des Äthanols durch flüssiges CO_2 in der Druckkammer (Polaron Critical Point Drying Apparatus E 3000).
- Kritisch-Punkt - Trocknung
- Montage der Proben auf Probentischen
- Sputtern: Aufbringen einer Gold-Palladium-Legierung von ca. 50 µm Schichtdicke mit einem Sputtergerät von Polaron.
- Untersuchung der Proben mit einem REM s4 - 10 von der Firma Cambridge.

8. Kernfärbungen

a. Giemsa-Färbung

Bei der Giemsa-Färbung hat sich folgende Methode als optimal herausgestellt:

- Antrocknen der Proben auf Glasobjektträgern, 1/2 Stunde bei Raumtemperatur.
- Fixieren und Entfetten in Alkohol-Eisessig 3:1, 1/2 Stunde bei Raumtemperatur

- Waschen in 70 % Äthanol, dann in Wasser.
- Hydrolyse in HCl bei 60°C für 7 Minuten
- Waschen in Phosphatpuffer pH 7,0
- Färbung in Giemsa-Reagenz (Giemsa-Lösung (Merck) 1 Teil, Phosphatpuffer 10 Teile)
- Spülen in dest. H_2O
- Trocknen und Einbetten in Entellan (Merck)

b. Boroviczeny Färbung (nach Reiß 1965)

Die karyologischen Untersuchungen anhand der Giemsa-Färbung wurden überprüft mit der Boroviczeny-Färbung. Folgende Methode wurde angewandt:

- Antrocknen der Proben auf Objektträgern
- Fixieren in Alkohol-Eisessig 3:1, 10 Minuten bei Raumtemperatur.
- Spülen in dest. Wasser
- Hydrolyse in 1n HCl bei 60°C für 7 Minuten
- kurzes Antrocknen auf der Wärmeplatte bei 60°C
- Färben mit Boroviczeny-Reagenz (Toluidinblau (Merck) 1 g, Safranin 0,5 g, K_2HPO_4 1 g, KH_2PO_4 0,5 g, Cialit 0,1 g, Bidest. Wasser 200 ml, aufgefüllt zu 1 l mit Methanol
- Spülen in dest. Wasser
- Trocknen und Einbetten in Entellan (Merck)

c. Methode A

Nach nur 3 - 4minütiger Antrockung und sofortiger Überschichtung mit einem Tropfen 100%igem Alkohol reißt die Basidiosporen- und Basidienwand muschelartig auf. Das Cytoplasma mitsamt den Kernen spreitet sich um die Basidiospore bzw. Basidie herum aus. Mit dieser Methode konnten sehr gute Kernbilder erzielt werden.

III. ERGEBNISSE UND DISKUSSION

A. Morphologische und physiologische Untersuchungen

1. Basidiosporen

1.1 Gewinnung

Die Teleutosporen von Phragmidium violaceum waren Anfang April, die von Melampsora carcici-caprearum Ende April keimfähig. Alle übrigen untersuchten Arten haben sofort keimende Teleutosporen.

Nach ca. 3 Stunden Incubation bei 16°C kam es bei allen untersuchten Arten zur Massenproduktion von Basidiosporen. Mit Ausnahme von Gymnosporangium clavariaeforme und Gymnosporangium sabinae werden jedoch bei 10° und 22°C kaum weniger Basidiosporen freigesetzt.

Die hyalinen Basidiosporen sind oval bis nierenförmig. Sie sind bei Coleosporium tussilaginis ca. 25 µm lang und 14 µm breit (Abb. 1). Bei Gymnosporangium clavariaeforme sind sie im Mittel 16 µm lang und 10µm breit (Abb. 4).

Einschränkend auf die Zahl der produzierten Sporen konnte keine Beeinflussung durch Licht festgestellt werden.

1.2. Keimung der Basidiosporen bei konstanten Keimbedingungen

Die Grundzüge der Basidiosporenkeimung sollen im folgenden an Coleosporium tussilaginis und Gymnosporangium clavariaeforme aufgezeigt werden. Die übrigen Arten entsprechen in ihrem Keimungsverhalten den angeführten Beispielen.

Die verschiedenen Lichtverhältnisse beeinflussen nicht die Art der Keimung. Als optimale Keimtemperatur wurde 16°C ermittelt.

- Wasser

In Wasser freigesetzte Basidiosporen keimen mit einer dicken Keimhyphe aus. Ihr Durchmesser beträgt bei Coleosporium tussilaginis 9 - 10 µm, bei Gymnosporangium clavariaeforme ca. 6 µm (Abb. 3 und Abb. 2). Bei der Keimung wandert das Cytoplasma in den Keimschlauch ein. Die Basidiospore vakuolisiert zunehmend. In den Abb. 4 und 5 sind die Basidiosporen vollständig vakuolisiert. Solange sich der Keimschlauch in Wasser befindet, wird sein Durchmesser nicht verkleinert. Gelangt er jedoch an die Luft, so spitzt er sich zu. An der Spitze entsteht eine Sekundärspore (Abb. 4 und 5). Vereinzelt keimen die Sekundärsporen noch vor ihrer Abschleuderung aus. In ihrer Form gleichen sie den Basidiosporen, sind jedoch im Mittel um 1 - 2 µm kleiner als diese (Abb. 4 und 5). Solange sich der Keimschlauch noch im Wasser befindet, werden keine Sekundärsporen gebildet. Die Länge der Sterigmen ist abhängig von der Entfernung Basidiospore-Wasseroberfläche. Die Sterigmen können Längen von über 200 µm erreichen.
Sekundärsporen an langen Sterigmen sind kleiner als solche, die von kurzen Sterigmen ausgehend gebildet werden.
Vielen Basidiosporen gelingt es nicht, ihre Protosterigmen in den Luftraum abzuheben. In diesem Fall werden die Keimschläuche sehr lang und sie spitzen sich nicht zu. Nach Verbrauch aller Energiereserven wird die Keimung ohne Ausbildung von Sekundärsporen abgebrochen.

Relativ häufig konnten gegabelte Sterigmen festgestellt werden (Abb. 6). Vorausgreifend auf die karyologischen Untersuchungen (Teil B) soll an dieser Stelle erwähnt werden, daß nur eine der Schwestersekundärsporen mit einem Kern bestückt wird.

Abb. 1: Coleosporium tussilaginis
Ungekeimte Basidiospore (B), darüber Uredospore
Maßstab = 5 µm (REM)

Abb. 2 - 6: Keimung der Basidiosporen in Wasser
Maßstab = 10 µm

Abb. 2: Gymnosporangium clavariaeforme
Basidiosporen keimen mit je einer dicken Keimhyphe (Sterigmeninitiale) aus

Abb. 3: Coleosporium tussilaginis
Eine Basidiospore mit dickem Keimschlauch ausgekeimt

Abb. 4 - 5: An der Spitze der Sterigmen entwickeln sich Sekundärsporen

Abb. 4: Gymnosporangium clavariaeforme

Abb. 5: Coleosporium tussilaginis

Abb. 6: Gymnosporangium clavariaeforme
Gegabeltes Sterigma

1
U
B
2
3
4
5
6

- Glas

Auf Glas keimen die Basidiosporen von Coleosporium tussilaginis mit 2 - 4, am häufigsten mit vier Keimhyphen aus (Abb. 8). Ihr Durchmesser beträgt 3 - 4 µm. Berührt nun eine dieser Keimhyphen die Glasoberfläche, so keimen die anderen Keimhyphen nicht mehr weiter. Die sich in Kontakt mit der Glasoberfläche befindliche Keimhyphe wächst an der Glasoberfläche weiter, wobei sie viele kurze Verzweigungen ausbildet (Abb. 7). Septen konnten nicht festgestellt werden.
Die Basidiosporen von Gymnosporangium clavariaeforme keimen auf Glas nur mit einem Keimschlauch von 2 - 3 µm Dicke aus. Er wächst gezielt auf die Unterlage zu. Bei Kontakt mit dieser schwillt er an der Spitze an. Es kommt zur Ausprägung eines Appressoriums (Abb. 9). Im Zentrum des Appressoriums wird lichtoptisch ein Ring von ca. 1 µm Durchmesser sichtbar. Metzler (1982) konnte bei Gymnosporangium fuscum den Ring in seiner Feinstruktur und Funktion aufklären.

- Keimung auf dem natürlichen Substrat

Auf Kiefernadeln keimen die Basidiosporen von Coleosporium tussilaginis in gleicher Weise wie auf Glas. Im folgenden sollen die 2 - 4 Keimhyphen als Suchfühler, die sich daraus entwickelnde verzweigte Keimhyphe als Infektionshyphe bezeichnet werden. Trifft die Infektionshyphe auf eine Spaltöffnung, so dringt sie durch diese in den Wirt ein (Abb. 10).
Auch die Basidiosporen von Gymnosporangium clavariaeforme keimen auf den Blättern von Crataegus monogyna in gleicher Weise wie auf Glas. Die Appressorien werden an sehr kurzen Keimschläuchen gebildet. Von

diesen ausgehend dringt der Pilz offensichtlich in das Blatt ein (Abb. 11).
Im folgenden sollen Keimschläuche mit Appressorien ebenfalls als Infektionshyphen bezeichnet werden.

Abb. 7 - 9: Keimung der Basidiosporen auf Glas
Maßstab = 10 µm

Abb. 7: Coleosporium tussilaginis

Abb. 8: Coleosporium tussilaginis

Abb. 9: Gymnosporangium clavariaeforme
(Pfeil zeigt auf den Appressorialring)

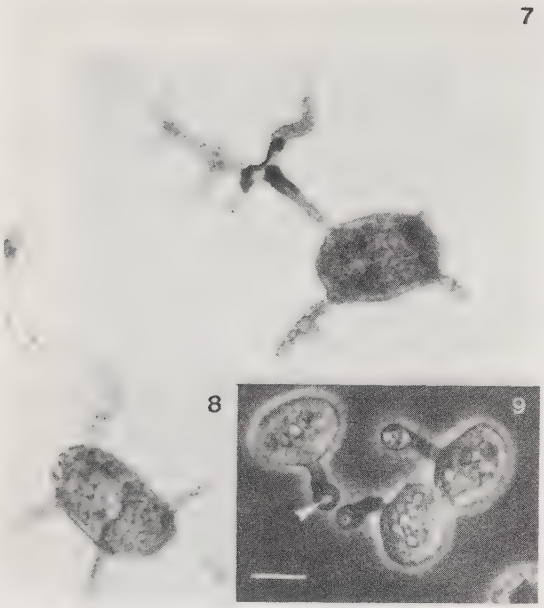

7
8
9

Abb. 10 - 11: Keimung der Basidiosporen auf dem natürlichen Substrat

Abb. 10: Coleosporium tussilaginis
Eine Verzweigung der Infektionshyphe dringt durch eine Spaltöffnung in den Wirt ein (Pfeil).
Maßstab = 20 µm

Abb. 11: Gymnosporangium clavariaeforme
Lichtoptisch ist der Appressorialring deutlich sichtbar (Pfeil).
Maßstab = 10 µm

10
11

- Agarmedien

Auf 0,7 - 3,7%igen Agarmedien (MYP-Agar, Hefemalzagar, Wasseragar) wachsen sowohl die Basidiosporen von Gymnosporangium clavariaeforme als auch die Basidiosporen von Coleosporium tussilaginis mit je einer unverzweigten Keimhyphe aus. Ihr Durchmesser beträgt bei Coleosporium tussilaginis 3 - 4 µm, bei Gymnosporangium clavariaeforme 2 - 3 µm (Abb. 12 und 13). Die Keimhyphen können bis zu 1000 µm lang werden. Sie wachsen in den Agar hinein, an der Oberfläche entlang oder in die Luft. Im folgenden werden sie als Suchhyphen bezeichnet.
Auf 4 - 10%igen Agarmedien keimen die Basidiosporen in gleicher Weise wie auf Glas. Im Gegensatz dazu werden bei der Keimung auf 0,2 - 0,5%igen Agarmedien Sekundärsporen ausdifferenziert.
In Abb. 14 wird gezeigt, wie unterschiedlich Basidiosporen auf verschiedenprozentigen Agarmedien auskeimen.

Abb. 12 - 14: Keimung der Basidiosporen auf Agarmedien
Maßstab = 10 µm

Abb. 12: Gymnosporangium clavariaeforme
Mit Suchhyphen ausgekeimte Basidiosporen auf 1,5%igem Wasseragar

Abb. 13: Coleosporium tussilaginis
Basidiospore auf 1,5%igem Wasseragar mit einer Suchhyphe gekeimt

Abb. 14: Coleosporium tussilaginis
Rechte Spore auf 1,5%igem Wasseragar mit Suchhyphe gekeimt, linke Spore auf 0,4%igem Wasseragar mit einer Sterigmeninitiale gekeimt.

12
13
14

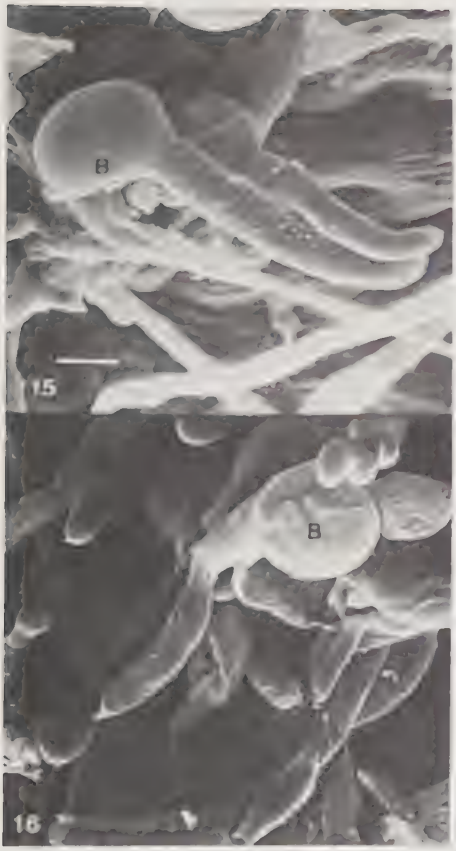
- "Luft"

Immer wieder konnte festgestellt werden, daß Basidiosporen auch ohne Bindung an tropfbares Wasser Sekundärsporen ausbilden. Und zwar dann, wenn sie nicht unmittelbar auf einem Substrat zu liegen kommen. Etwa wenn die Sporen im Haarfilz ihrer Wirtspflanzen hängengeblieben sind (Abb. 15 und 16). Das gleiche Phänomen tritt auch bei der Keimung auf 1,5%igen Agarmedien auf. Allerdings nur dann, wenn die Sporulationszeit der an dem Deckel der Petrischale befindlichen Basidienlager auf mehrere Stunden ausgedehnt wird. Die anfangs abgeschleuderten Basidiosporen kommen in Kontakt mit der Agaroberfläche. Sie wachsen mit Suchhyphen aus. Später auf die gleiche Stelle fallende Sporen kommen mit der Agaroberfläche nicht mehr in Berührung. Sie bleiben oft in den von den Suchhyphen gebildeten Luftmycel hängen. Diese hängende, nicht unmittelbar mit Substrat in Berührung kommenden Basidiosporen gliedern an der Spitze ihrer Sterigmen Sekundärsporen ab. Im Vergleich zu den in Wasser keimenden Basidiosporen sind die Sterigmen meist wesentlich kürzer. Der gleiche Effekt kann durch zwei getrennte Sporulationszeiten erzielt werden. Bei der ersten Sporulation wird die Zeit so gewählt, daß fast alle Sporen auf den Agar fallen. Erst dann wird der Deckel der Petrischale gewechselt. Von den Sporen werden Suchhyphen gebildet, die in der Luft ein dichtes Mycel bilden. Am nächsten Tag werden über die gleiche Stelle wieder Basidienlager exponiert. Die abfallenden Sporen kommen nicht mehr mit Substrat in Berührung.

Abb. 15 - 16: Keimung der Basidiosporen in "Luft"
Maßstab = 10 µm (REM)

Abb. 15: Coleosporium tussilaginis
Basidiosporen (B) keimen auf der Blattunterseite von Tussilago farfara mit Protosterigmen

Abb. 16: Coleosporium tussilaginis
Basidiospore (B) bildet auf der Blattunterseite von Tussilago farfara eine Sekundärspore


B
15
B
16

- Keimung der Basidiosporen bei den anderen untersuchten Arten

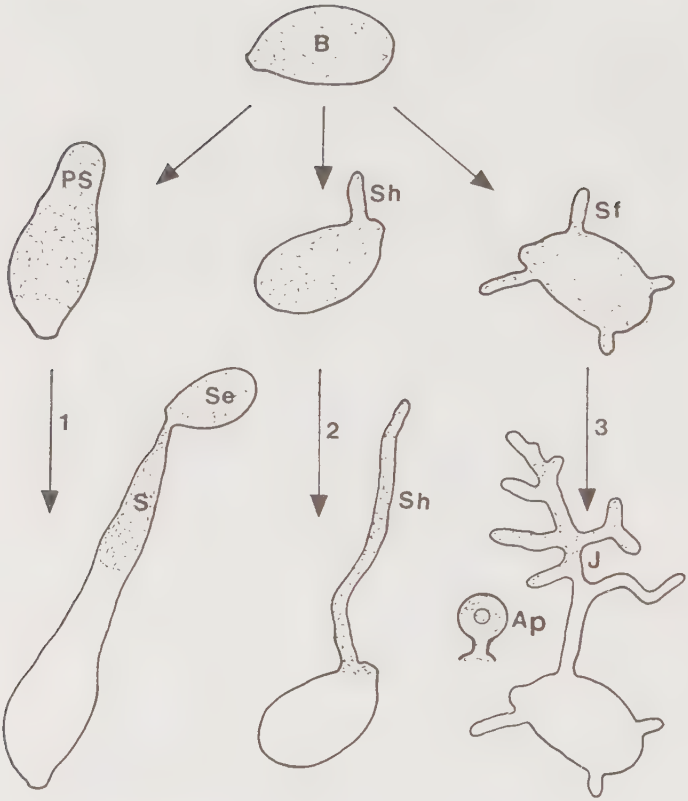
Die Basidiosporen aller untersuchten Arten keimen entweder mit Sterigmen, mit Suchhyphen oder mit Infektionshyphen aus. Die Art der Keimung entspricht den oben angeführten Beispielen. Appressorien werden von den untersuchten Arten der Gattungen Phragmidium, Puccinia, Melampsora und Gymnosporangium ausdifferenziert, während die untersuchten Arten der Gattungen Coleosporium und Cronartium verzweigte Infektionshyphen ausbilden.

- Anmerkung zu den Keimungsversuchen

Bei der praktischen Durchführung der Versuche ist zu beachten, daß alle Basidiosporen auf dem Substrat die gleichen Keimbedingungen vorfinden. Befindet sich etwa auf dem Agar, auf Glas oder dem natürlichen Substrat tropfbares Wasser, so können die Basidiosporen verschieden auskeimen. Auf 1,5%igem Agar werden dann Suchhyphen und Sekundärsporen gebildet. Auf Glas und den natürlichen Wirten keimen die Basidiosporen dann auch mit Sterigmeninitialen aus.
Weiter ist zu beachten, daß die Basidiosporen einzeln auf dem Substrat zu liegen kommen. Ist etwa die Sporulationszeit zu lang gewählt worden, so liegen die Sporen gehäuft auf dem Substrat. Neben der üblichen Keimung werden dann zusätzlich Schleudersporen gebildet. Eine geeignete Sporulationszeit muß deshalb in Vorversuchen und Voruntersuchungen ermittelt werden. Sie ist von verschiedenen Faktoren abhängig: Etwa von Größe, Art und Reife der Basidienlager; bei keimruhenden Teleutosporen vom Prozentsatz der Sporen, die zu einem bestimmten Zeitpunkt überhaupt auskeimen.

1.2.1. Zusammenfassung und Diskussion

Die Art der Basidienkeimung ist abhängig vom Substrat. Bei allen untersuchten Arten keimen die Basidiosporen in Wasser mit Sterigmen, die die Wasseroberfläche durchstoßen und in der Luft Sekundärsporen abgliedern. Kommt die Basidiospore nicht unmittelbar mit Substrat in Berührung, werden an kurzen Sterigmen ebenfalls Sekundärsporen ausdifferenziert. Auf Glas und den natürlichen Wirten auskeimende Basidiosporen bilden Infektionsstrukturen. Auf 1,5%igen Agarmedien werden lange unverzweigte Suchhyphen ausgeprägt. Die Festigkeit des Agars wurde durch verschiedene Zugaben von Agar verändert. Dabei zeigte sich, daß bei 0,2 - 0,5%igen Agarmedien Sekundärsporen ausdifferenziert werden, ab 4%igem Agar wachsen die Basidiosporen mit Infektionsstrukturen aus (Schema 2).



Schema 2: Keimung der Basidiosporen. Nähere Erläuterungen im Text.

Zwei unterschiedliche Typen von Infektionshyphen konnten bei den untersuchten Arten festgestellt werden. Sie werden durch die Arten Coleosporium tussilaginis und Gymnosporangium clavariaeforme repräsentiert.
Coleosporium tussilaginis bildet verzweigte Infektionshyphen aus, während bei Gymnosporangium cl. Appressorialstrukturen ausdifferenziert werden.
Die Ausprägung der unterschiedlichen Infektionsstrukturen dürfte ihren Grund in den verschiedenen Infektionsmechanismen haben. Coleosporium tussilaginis dringt durch Spaltöffnungen in den Wirt ein. Offenbar haben die Verzweigungen die Aufgabe, solche zu suchen. Ein gezieltes Zuwachsen auf Spaltöffnungen konnte nicht beobachtet werden. Die Verzweigungen sind meist kurz. Findet eine solche Verzweigung keine Spaltöffnung, bildet die Infektionshyphe an anderer Stelle eine neue Verzweigung aus. Stomatale Infektion wurde auch von Patton und Johnson (1970) bei Cronartium ribicola beschrieben.
Gymnosporangium cl. dringt durch Epidermiszellen in den Wirt ein. Das heißt, die Basidiospore kann an jeder Stelle des Wirtsblattes dieses infizieren. Spaltöffnungen müssen nicht gesucht werden. Appressorien konnten an Keimschläuchen anderer Rostpilze mehrfach dokumentiert werden (Kohno et. al 1977, Littlefield und Heath 1979).
Es sind jedoch kaum Angaben darüber vorhanden, was der auslösende Faktor für die Bildung der Infektionshyphen, bzw. der anderen Keimungstypen wie Suchhyphen und Sekundärsporen ist. Bei keimenden Uredosporen konnte Grambow (1979) nachweisen, daß die Ausbildung von Infektionsstrukturen ausgelöst wird von einem chemischen Reiz. Der chemische Reiz ist ein Zweifaktorensystem, bestehend aus einer nichtflüchtigen und einer flüchtigen Fraktion. Als nicht-

flüchtige Fraktion werden phenolische Substanzen diskutiert, wie sie offenbar in der epicutinären Schicht des Blattes vorliegen. Der flüchtige Faktor ist offenbar Bestandteil des chemischen Milieus des Interzellularraumes und der Stomata. Grambow (1979) konnte ihn wirkungsvoll ersetzen durch charakteristische Substanzen höherer Pflanzen, z. B. durch cis - Hexen 1 - ol. Die Keimung der Uredosporen ist deshalb substratabhängig, wobei die chemische Zusammensetzung des Substrates auslösender Faktor für die Differenzierung von Infektionsstrukturen ist.

Meine Untersuchungen zur Keimung der Basidiosporen zeigen deutlich, daß auch die Keimung der Basidiosporen substratabhängig ist. Auslösender Faktor für die Bildung bzw. Unterlasusng von Infektionsstrukturen ist die Festigkeit des Substrates. Das heißt, die Keimung der Basidiosporen ist abhängig von einem mechanischen Reiz. Ist der mechanische Reiz gleich null oder sehr klein (Luft, Wasser) werden Sterigmen gebildet. Nimmt die Festigkeit des Substrates zu (1,5%iger Wasseragar) werden Suchhyphen ausdifferenziert.

Bei noch härteren Unterlagen keimen die Basidiosporen mit Infektionshyphen aus.

Es läßt sich folgendes feststellen:

- Auslösender Faktor für die Art der Keimung ist die Festigkeit des Substrates. Die Unterlage oder Umgebung übt auf die Basidiosporen einen mech. Reiz aus. Je nach dessen Betrag antworten sie darauf mit verschiedenen Keimungstypen.
- Die Basidiosporen von Coleosporium tussilaginis sind offenbar nicht in der Lage festzustellen, aus welcher Richtung der mech. Reiz ausgeübt wird. Bei Glas als Substrat senden sie 2 - 4 Suchfühler aus. Die Unterlage, die den

Reiz ausübt, muß erst gesucht werden. Kommt ein Suchfühler in Kontakt zur Unterlage, entwickelt er sich zur Infektionshyphe weiter.

- Im Gegensatz dazu sendet die Basidiospore von Gymnosporangium clavariaeforme nur einen Keimschlauch aus. Dieser wächst gezielt auf die Unterlage zu. Offenbar können die Basidiosporen von Gymnosporangium clavariaeforme feststellen, aus welcher Richtung der mech. Reiz ausgelöst wird. Allerdings nur, wenn der mech. Reiz eine bestimmte Größe erreicht. Bei 1,5%igem Wasseragar als Unterlage wachsen sie noch ungerichtet.
- Sekundärsporen werden nur im Luftraum gebildet. Ist der mech. Reiz sehr klein, wächst die Basidiospore mit einem Sterigma aus. Die Länge des Sterigmas ist abhängig von der Entfernung zum Luftraum.

Das Phänomen der Sekundärsporenbildung ist nach Oberwinkler (1978) bei den meisten Heterobasidiomyceten zu beobachten. Es liegen allerdings keine Daten vor, ob auch dort die Sekundärsporenbildung von einem mech. Reiz bzw. Nichtreiz abhängig ist. Untersuchungen in dieser Richtung würden sicher dazu beitragen, weitere Erkenntnisse über die Sekundärsporenbildung zu bekommen.
Je nach Stärke des mech. Reizes keimen die Basidiosporen unterschiedlich aus. Besonders die unterschiedliche Dicke der Sterigmen einerseits, sowie der Suchhyphen und Infektionsstrukturen andererseits führen zu einer wichtigen Erkenntnis:

- Die Basidiospore "entscheidet sich" vor ihrer Auskeimung, ob sie nachfolgend eine Sekundärspore, eine Suchhyphe oder Infektionsstrukturen bildet.

Es stellt sich die Frage, ob diese Entscheidung endgültig ist. Kann der Keimungstyp während der Keimung noch verändert werden?

1.3. Änderungen während der Keimung

Im letzten Kapitel konnte gezeigt werden, daß sich die Basidiosporen vor ihrer Auskeimung festlegen, ob sie nachfolgend Sekundärsporen, Suchhyphen oder Infektionshyphen bilden. Es stellt sich nun die Frage, ob diese von der Festigkeit des Substrates ausgelöste Determination noch während der Keimung verändert werden kann.
Deshalb wurden ausgekeimte Sporen auf andere Unterlagen übertragen. So wurden Basidiosporen, die auf 0,4%igem Wasseragar mit Sterigmen und Sekundärsporeninitialen ausgekeimt sind, entweder mit Wasser überschichtet oder auf 1,5%igen Agarmedien bzw. Glas übertragen; auf Glas mit Infektionshyphen keimende Sporen wurden mit Wasser überschichtet bzw. auf 1,5%ige Agarmedien übertragen; auf 1,5%igen Agarmedien mit Suchhyphen ausgekeimte Basidiosporen wurden mit Wasser überschichtet bzw. auf Glas übertragen.

- Keimungstyp 1

Überschichtet man nach Typ 1 keimende Basidiosporen mit Wasser, so wird die Sekundärsporenbildung abgebrochen. Die Sekundärsporen reifen nicht mehr aus. Es erfolgt ein erneutes Auskeimen mit einem dicken Keimschlauch. Hat die Sporeninitiale eine der Dicke des Sterigmas entsprechende Größe erreicht, wird sie als Teil des Sterigmas benutzt (Abb. 17). Ist sie jedoch kleiner, gabelt sich das ursprüngliche Sterigma an entsprechender Stelle (Abb. 18).
Auf 1,5%igen Agarmedien übertragene Keimungsstadien brechen die Sekundärsporenbildung ab, sofern der mit Cytoplasma gefüllte Teil in Kontakt mit dem

Agar kommt. Wie bei ungekeimten Basidiosporen wachsen die Keimungsstadien mit Suchhyphen aus (Abb. 19 und 20).
Auch auf Glas übertragene Keimungsstadien wechseln den Keimungstyp. Sie bilden Infektionshyphen (Abb. 21).

- Keimungstyp 2

Überschichtet man mit Suchhyphen keimende Basidiosporen mit Wasser, so wird der Keimungstyp beibehalten.
Kommt jedoch der mit Cytoplasma gefüllte Teil der Suchhyphen in Kontakt mit Glas, werden Infektionsstrukturen ausdifferenziert. Bei Coleosporium tussilaginis verzweigt sich die Suchhyphe, bei Gymnosporangium cl. wird terminal oder an einer kurzen Verzweigung ein Appressorium aufgeblasen (Abb. 22 und 23).

- Typ 3

Bei nach Typ 3 ausgekeimten Basidiosporen konnte nach Überschichtung mit Wasser bzw. Übertragung auf 1,5%ige Agarmedien keine Änderung in der Art der Keimung festgestellt werden.

Abb. 17 - 22: Änderungen während der Keimung

Abb. 17: Gymnosporangium clavariaeforme
Sekundärsporeninitiale keimt vor ihrer Reife mit einem Sterigma weiter
Maßstab = 10 µm

Abb. 18: Gymnosporangium clavariaeforme
Junge Sporeninitiale kommt nicht mehr zur Reife, das ursprüngliche Sterigma gabelt sich.
Maßstab = 10 µm

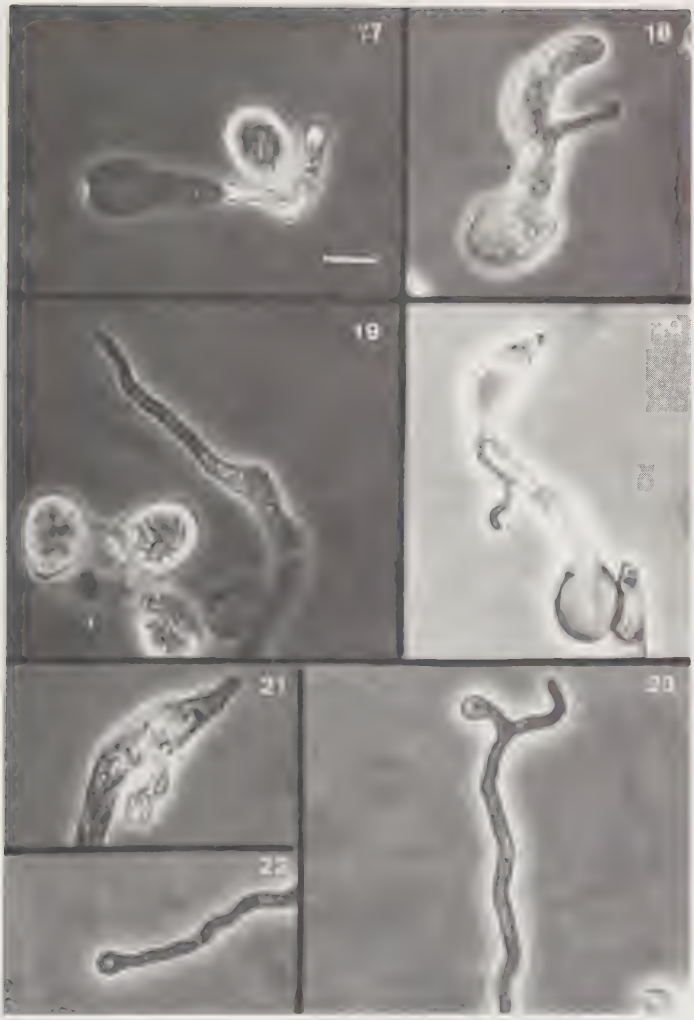
Abb. 19: Gymnosporangium clavariaeforme
Sterigma wächst mit Suchhyphe weiter
Maßstab = 10 µm

Abb. 20: Coleosporium tussilaginis
Mit einer Sekundärsporeninitiale gekeimte Basidiospore wächst mit Suchhyphe weiter.
Maßstab = 20 µm

Abb. 21: Gymnosporangium clavariaeforme
Von einem Sterigma ausgehend entsteht ein Appressorium.
Maßstab = 10 µm

Abb. 22: Gymnosporangium clavariaeforme
An Suchhyphe entsteht terminal ein Appressorium
Maßstab = 10 µm

Abb. 23: Gymnosporangium clavaiaeforme
Suchhyphe hat interkalar ein Appressorium gebildet.
Maßstab = 10 µm


17
18
19
21
22
20

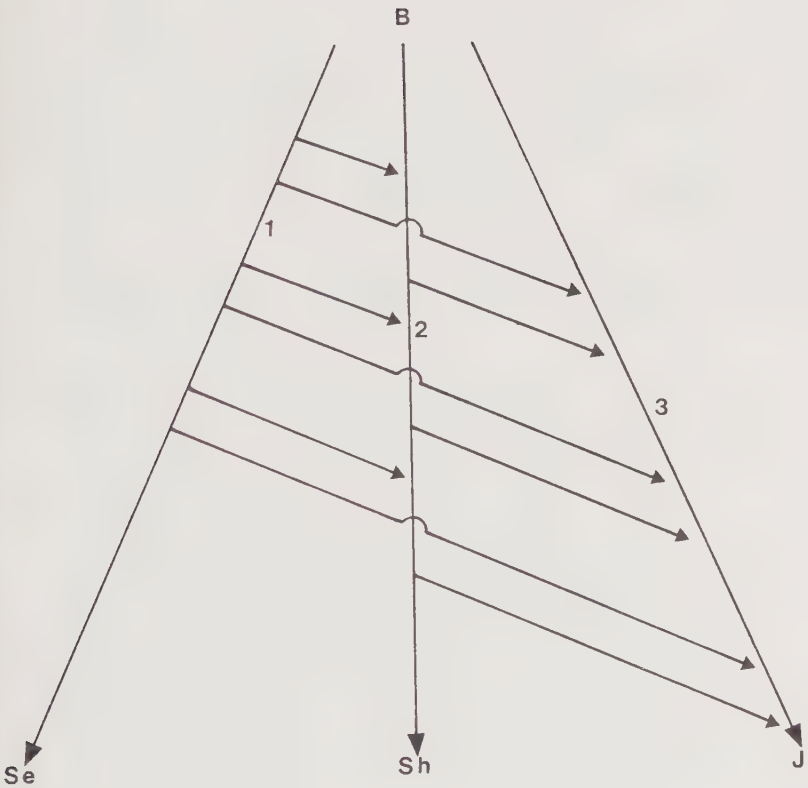
1.3.1. Zusammenfassung und Diskussion

Unter 1.2. konnte gezeigt werden, daß sich die Basidiosporen vor ihrer Auskeimung in Abhängigkeit von der Festigkeit des Substrates auf einen Keimungstyp festlegen. Der Keimungstyp kann jedoch jederzeit während der Keimung geändert werden. So wird die Sekundärsporenbildung abgebrochen, wenn die keimenden Sporen auf 1,5%iger Agar oder auf Glas übertragen werden. Basidiosporen mit Suchhyphen entwickeln sofort Infektionshyphen, wenn sie auf Glas übertragen werden. Im Gegensatz dazu werden jedoch bei einer Übertragung in Wasser keine Sterigmen ausdifferenziert. Mit Infektionshyphen ausgekeimte Basidiosporen ändern die Keimung nicht (Schema 3). Es läßt sich folgendes feststellen:

- Die Umgebung löst auf die Basidiosporen einen mech. Reiz aus. Nach dessen Stärke wird die Art der Keimung ausgerichtet (1.2.).
- Treten während der Keimung unterschiedliche mech. Reize auf, so wird die Art der Keimung nach dem stärksten mech. Reiz, der auf die Keimungsstadien einwirkt, ausgerichtet.

An zwei Beispielen soll dies zusätzlich verdeutlicht werden.

1. Beispiel
Auf Glas keimende Basidiosporen bilden Infektionshyphen aus. Obwohl der größte Teil der Basidiospore dabei von Luft umgeben ist, hat der mech. Reiz, den die Luft auf die Basidiospore ausübt, keinen Einfluß auf die Art der Keimung. Der mech. Reiz, den das Glas auf die Basidiospore ausübt, ist sehr viel stärker.



Schema 3: Keimung der Basidiosporen. Nähere Erläuterungen im Text.

2. Beispiel
Suchhyphen sind oft als Lufthyphen ausgeprägt. Der gesamte Zellinhalt ist dabei vom Substrat abgehoben. Auch bei der Sekundärsporenbildung ist dies oft der Fall. Solche Suchhyphen bilden aber keine Sekundärsporen. Der mech. Reiz "Luft" hat hier auf die Art der Keimung keine Auswirkung, weil hier im Gegensatz zu der Sekundärsporenbildung vom 1,5%igen Agar anfangs ein weit stärkerer Reiz ausgeübt worden ist.

- Sterigmen können zu Suchhyphen oder Infektionshyphen auswachsen. Suchhyphen können zu Infektionshyphen auswachsen. Es konnten aber keine Stadien beobachtet werden, bei denen Infektionshyphen mit Suchhyphen oder Sterigmen weiterwachsen. Es konnten auch keine Suchhyphen, die mit Sterigmen weiterwachsen, festgestellt werden.
  Ist der Anfangsreiz auf die Basidiospore sehr klein, wird keine Infektionshyphe gebildet. Zur Bildung einer Infektionshyphe bedarf es dann eines zusätzlichen stärkeren Reizes.
  Es wird hier sehr deutlich, daß die Keimung der Basidiosporen auf die Ausbildung von Infektionshyphen hin orientiert ist. Nur in Wirtspflanzen kann das von den Basidiosporen ausgehende Mycel sich entwickeln.

Warum aber bilden die Basidiosporen in Wasser, 0,2 - 0,5%igen Agarmedien und Luft Sekundärsporen? Sehen die Basidiosporen in diesen Medien keine Möglichkeit, noch zu Infektionsstrukturen zu kommen? Machen sie deshalb einen ganz neuen Ansatz, um auf geeigneteres Substrat zu kommen?
Voraussetzung dafür wäre, daß die Sekundärsporen

gleich pathogen wie die Basidiosporen sind. Nachfolgend soll darauf näher eingegangen werden.

1.4. Sekundärsporen

Bei Gymnosporangium clavariaeforme und Coleósporium tussilaginis konnten 4 sukzessiv gebildete Sekundärsporengenerationen festgestellt werden. Die erreichte Anzahl an Sekundärsporengenerationen ist jedoch nicht fixiert. Sie ist abhängig von der Versuchsanordnung. So muß der Versuch mit einer sehr großen Zahl von Basidiosporen begonnen werden. Weiter ist entscheidend, welches Substrat zur Keimung der Sekundärsporen ausgewählt wird.
Es konnte festgestellt werden, daß die Anzahl der Generationen abhängig ist von der Länge der Sterigmen. Sekundärsporen, die an sehr langen Sterigmen entstehen und selber sehr lange Sterigmen bilden, entwickeln höchstens noch eine Sporengeneration. So ist Wasser als Keimungssubstrat denkbar ungeeignet. Schon viele Sporen hören in diesem Medium mit der Keimung auf, bevor Sekundärsporen zur Entwicklung kommen. Meistens müssen sehr lange Sterigmen gebildet werden, um die Wasseroberfläche durchbrechen zu können. Am besten hat sich bewährt, die Basidiosporen und die nachfolgend gebildeten Sekundärsporen auf 0,4%igem Wasseragar auskeimen zu lassen.
Die Keimung von Sekundärsporen der 1., 2. und 3. Generation wurde untersucht. Sie keimen gleich wie die Basidiosporen. Morphologisch unterscheiden sich Sterigmen, Suchhyphen und Infektionshyphen sowie die weitere Sekundärspore mit ihrem Schleuderapparat nicht von entsprechenden Stadien bei der Basidiosporenkeimung. Die gebildeten Sporen sind jedoch im Mittel um 1 - 2 µm kleiner als ihre Muttersporen.

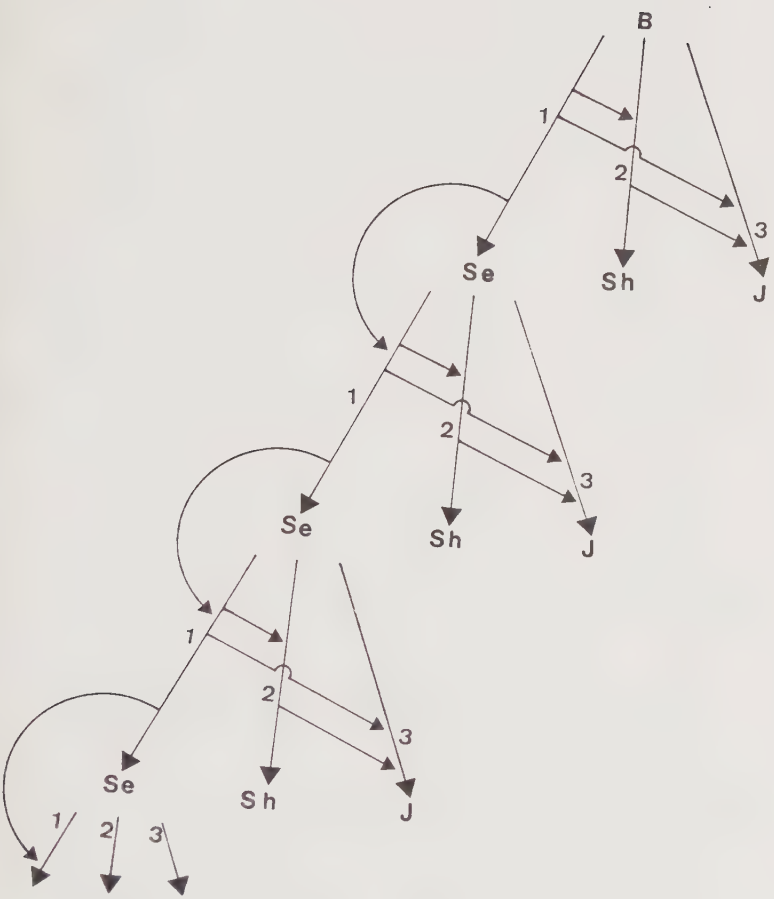
1.4.1. Zusammenfassung und Diskussion

Es konnten 4 Sekundärsporengenerationen festgestellt werden. Bega (1960) beschrieb bei Cronartium ribicola sogar 6 Sporengenerationen. Es konnte nachgewiesen werden, daß Sekundärsporen gleich wie die Basidiosporen keimen. Miller und Roncadori (1966) und Roncadori (1968) haben bei Cronartium fusiforme die Pathogenität der Sekundärsporen geprüft. Sie ist auch bei dieser Art vergleichbar mit der Pathogenität der Basidiosporen.
Es kann folgendes festgestellt werden:

- Basidioschleudersporen und veg. Ballistosporen zeigen bei den untersuchten Arten keine Unterschiede in ihrem Keimungsverhalten.
- Morphologisch sind entsprechende Keimungsstadien nicht unterscheidbar (Schema 4).

Bei beiden Sporenformen ist die Art der Keimung abhängig von dem mech. Reiz, den die Umgebung auf sie ausübt. Ab einer bestimmten Größe werden Infektionshyphen gebildet. Es ist offensichtlich, daß Basidiosporen und Sekundärsporen diejenigen Pflanzen nicht kennen, die sie infizieren können. Ihre Abhängigkeit in der Art der Keimung von einem mech. Umgebungsreiz ermöglicht es ihnen jedoch, wahrscheinliche Wirte von weniger wahrscheinlichen und ganz unwahrscheinlichen Wirten zu unterscheiden.

Als weniger wahrscheinliche Substrate sind solche zu bezeichnen, bei denen die Basidio- und Sekundärsporen mit Suchhyphen auskeimen. Offenbar sehen die Sporen hier noch eine Möglichkeit, durch die langen Suchhyphen geeignete Wirte zu finden.
Ist jedoch das Substrat gasförmig, wäßrig oder von geringer Festigkeit, werden Sekundärsporen abgegliedert. Dadurch ist es Rostpilzen ermöglicht, schnell vom ungünstigen Substrat wegzukommen (Hansen und Patton 1975).



Schema 4: Keimung von Basidiosporen und Sekundärsporen. Nähere Erläuterungen im Text. Vergleiche Schema 2 und 3.

Durch das unterschiedliche Keimungsverhalten auf den verschiedenen Substraten (auf möglichen Wirten mit Infektionshyphen, auf unwahrscheinlichen Wirten mit Sekundärsporen) ist die Wahrscheinlichkeit hoch, auf eine richtige Wirtspflanze zu treffen.
Sollten sich jedoch während der Keimung günstigere Bedingungen ergeben, so können auch mit Sterigmen oder Suchhyphen gekeimte Basidiosporen und Sekundärsporen unmittelbar mit Infektionshyphen weiterwachsen.
Die Basidio- und Sekundärsporenkeimung ist ein gutes Beispiel, wie Pilze viele Möglichkeiten ausschöpfen, um den Entwicklungsgang aufrecht erhalten zu können.

Viele Heterobasidiomyceten können vegetative Schleudersporen ausbilden (Oberwinkler 1978). Mir liegen keine Daten vor, von welchen Faktoren dort die Ausbildung von Schleudersporen ausgelöst wird. Es ist jedoch denkbar, daß andere Heterobasidiomyceten auf ähnliche Umstände wie z. B. Nahrungsmangel mit der Ausbildung von Schleudersporen reagieren. Es ist deshalb nötig, ähnliche Untersuchungen bei anderen heterobasidialen Pilzen durchzuführen.

Die Sekundärsporenbildung ist bei den untersuchten Uredinales keine Vermehrungseinheit. Auch wenn an einem Sterigma zwei Sporen entwickelt werden, kommt nur eine Spore zur Reife.
Meine Ergebnisse zeigen, daß Basidiosporen und die nachfolgend gebildeten Sekundärsporen sich in ihrer Funktion und Morphologie entsprechen. Nach Oberwinkler (1978) entspricht, soweit aus morphologischen Merkmalen geschlossen werden darf, der Basidioschleuderapparat dem der veg. Ballistosporen.
Die Komplexität der Schleudereinrichtung macht es wahrscheinlich, daß diese Einrichtung monophyletischen Ursprungs ist. Wegen ihres funktionellen Vorteils dürfte sie während der gesamten Evolution

der Basidiomyceten, mit Ausnahme gastroider Vertreter, erhalten geblieben sein. Vergleichende ontogentische Betrachtungen der Heterobasidiomyceten lassen den Schluß zu, daß der Schleudermechanismus zuerst im vegetativen Entwicklungsabschnitt der Haplophase auftrat. So entwickeln rezente Arten der Gattungen Bullera, Tilletia oder Sporobolomyces nur veg. Ballistosporen.
Wie aber wurde der Schleudermechanismus für die Meiosporangien (Basidien) verfügbar? Bei Homobasidiomyceten bilden nur noch Basidien Schleudersporen aus.
Betrachtet man die Heterobasidiomyceten, läßt sich folgendes feststellen (nach der verwandtschaftlichen Gruppierung von Oberwinkler 1978):

- Unter den heterobasidialen Holobasidiomyceten mit Basidioschleudersporen gibt es Gruppen
  - mit veg. Ballistosporen (Tulasnellales).
  - ohne veg. Ballistosporen (Exobasidiales, Carcinomycetaceen).

- Unter den heterobasidialen Holobasidiomyceten ohne Basidioschleudersporen gibt es Gruppen
  - mit veg. Ballistosporen (Tilletiales, Sporobolomycetales).
  - ohne veg. Ballistosporen (Cryptococcales).

- Unter den Phragmobasidiomyceten mit Basidioschleudersporen gibt es Gruppen
  - mit veg. Ballistosporen (Uredinales, Tremellales, Auriculariales).

- Unter den Phragmobasidiomyceten ohne Basidioschleudersporen gibt es Gruppen
  - ohne veg. Ballistosporen (Ustilaginales).

- Unter den Phragmobasidiomyceten gibt es aber keine Gruppen im Range einer Ordnung oder Familie, deren Arten
  - Basidioschleudersporen, aber keine veg. Ballistosporen ausbilden.
  - veg. Ballistosporen, aber keine Basidioschleudersporen ausbilden.

Das Auftreten von Basidioschleudersporen scheint bei den Phragmobasidiomyceten im Gegensatz zu den Holobasidiomyceten eng mit dem Auftreten von veg. Ballistosporen verknüpft zu sein.
Diese Daten, zusammen mit meinen Ergebnissen (Basidiosporen und Sekundärsporen unterscheiden sich in ihrer Morphologie und dem Keimungsverhalten nicht) lassen folgende Frage akut werden: Ist die Basidioschleuderspore eine vegetativ gebildete Ballistospore?
Basidiosporen und Sekundärsporen werden von unterschiedlichen Mutterzellen gebildet.
Im einen Fall ist es die Basidienzelle, die ein Teil des Meiosporangiums ist. Im anderen Fall ist es eine Basidiospore oder Sekundärspore. Damit wird ausgedrückt, daß die Basidienzelle als Teil eines Meiosporangiums nur Meiosporen nach außen abgliedert, während die Basidiospore verschieden auskeimen kann. Sie kann auch mit Hyphen auskeimen.
Im folgenden soll auf diese Problematik näher eingegangen werden. Basidiosporen und Sekundärsporen keimen bei den von mir untersuchten Rostpilzen nach einem ganz bestimmten Schema. Wie aber keimt die Basidienzelle? Ist sie nur dazu determiniert, nach außen Meiosporen abzugliedern?

2. Basidienzellen

2.1. Keimung unter natürlichen Bedingungen

Die Grundzüge der Keimung sollen an den unterschiedlichen Basidientypen von Coleosporium t. und Gymnosporangium cl. aufgezeigt werden.
Im Herbst legt Coleosporium t. in den großen Interzellularen des Schwammparenchyms von Tussilago farfara Basidienlager an. Im Gegensatz zu anderen Rostpilzen ist bei den heranreifenden Basidien keine räumliche und zeitliche Trennung von Pro- und Metabasidie erkennbar (Abb. 24). Im jungen Zustand ist der pustelförmige Fruchtkörper völlig im Wirtsgewebe eingeschlossen. Er paßt sich in seiner Form den Luftkammern an.
Im Verlauf der weiteren Entwicklung wird die Epidermis des Wirtes zerstört (Abb. 25). Reife Basidien sind deshalb an ihrem Scheitel nicht mehr im Wirtsgewebe eingeschlossen (Abb. 26).
Auffällig ist eine Schleimschicht, die die Basidien umgibt. Die aus den Basidienzellen auswachsenden Sterigmen bilden an ihrer Spitze asymmetrisch aufsitzende Basidiosporen. Von basalen Basidienzellen ausgehende Sterigmen werden im Vergleich zu den von apikalen Basidienzellen gebildeten Sterigmen deutlich länger. Basidiosporen werden nur im Luftraum ausdifferenziert (Abb. 27 und 28).

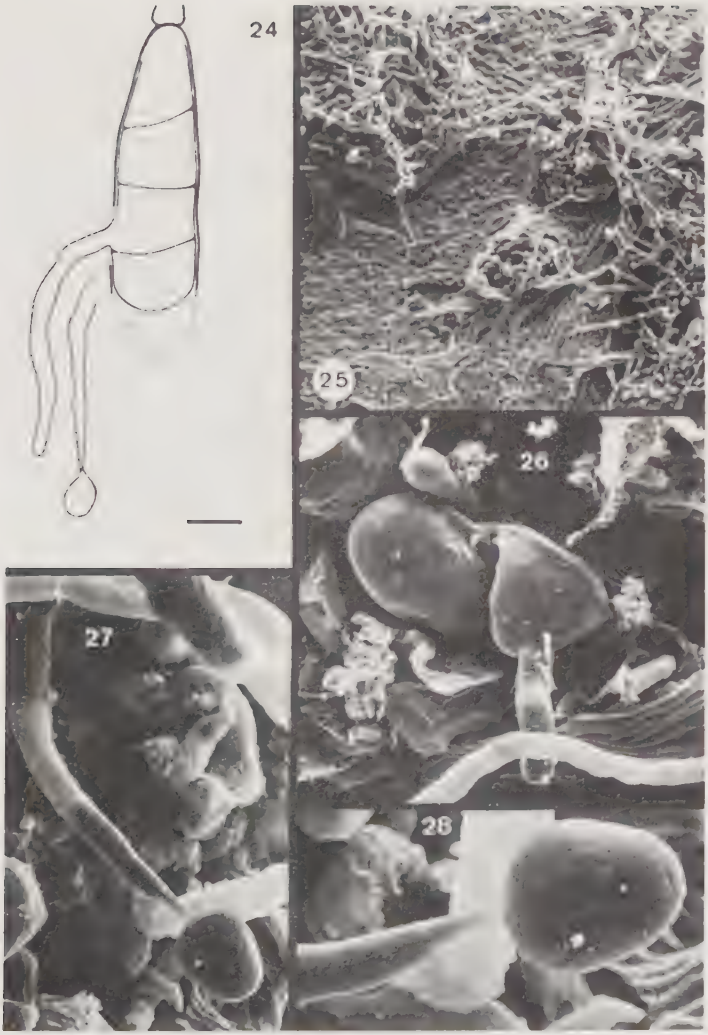
Abb. 24: Coleosporium tussilaginis
Phragmentierte Basidie
Maßstab = 16 µm

Abb. 25: Coleosporium tussilaginis
Basidienlager (REM)
Maßstab = 70 µm

Abb. 26: Coleosporium tussilaginis
Apex zweier Basidien, terminale Basidienzelle einer Basidie hat sich vom Rest gelöst (REM)
Maßstab = 10 µm

Abb. 27: Coleosporium tussilaginis
Reifende Basidiospore (REM)
Maßstab = 10 µm

Abb. 28: Coleosporium tussilaginis
Ausschnitt aus Abb. 27 (REM)
Maßstab = 5 µm

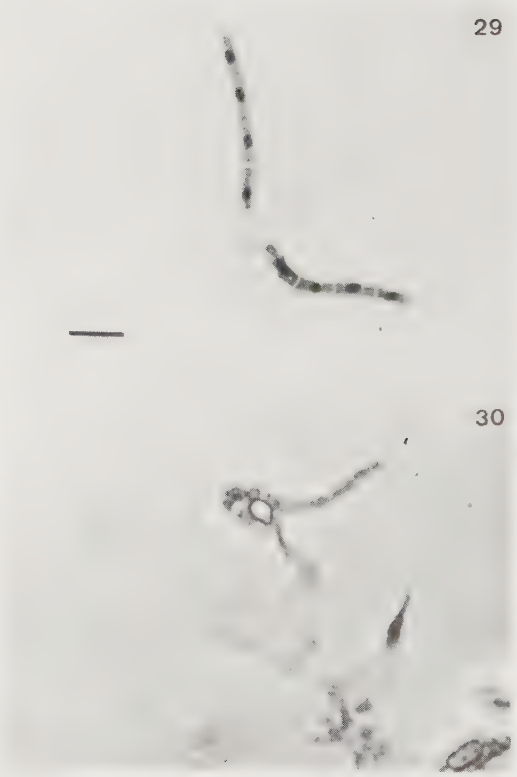

24
25
26
27
28

Das dikaryotische Mycel von Gymnosporangium cl. perenniert in Zweigen von Juniperus-Pflanzen. Die Teleutosporen brechen im Frühjahr hervor. Sie sind zweizellig und lang gestielt. Bei Nässe werden die Lager gelatinös. Die Keimporen der Teleutosporenzellen befinden sich in der Nähe des Septums. Bei ausreichender Feuchtigkeit keimen die Sporen bald aus. Pro- und Metabasidie sind räumlich deutlich unterscheidbar (Abb. 29). Nach der Reifeteilung werden von jeder Basidie 4 Basidiosporen nach außen abgegliedert (Abb. 30). Die Sterigmen, welche an ihrer Spitze Basidiosporen bilden, entsprechen in den morphologischen Merkmalen den Sterigmen, die an ihrer Spitze Sekundärsporen abgliedern.

Abb. 29 - 30: Gymnosporangium clavariaeforme

Abb. 29: Teleutospore mit 2 phragmentierten Metabasidien
(HCl-Giemsa)
Maßstab = 25 µm

Abb. 30: Terminaler Teil einer Metabasidie mit Sterigma und Basidiospore, Basidiospore keimt (HCl-Giemsa).
Maßstab = 10 µm


29
30

Bei den anderen untersuchten Arten werden ähnlich den Verhältnissen bei Gymnosporangium cl. die Metabasidien in den Luftraum abgehoben, wo sie jeweils 4 Basidioschleudersporen bilden. Lediglich bei Arten der Gattung Coleosporium sind die Basidien reif noch teilweise im Wirtsgewebe eingeschlossen.

2.2. Keimung der Basidienzellen unter Bedingungen, wie sie bei der Basidiosporenkeimung (1.2. und 1.3.) ausgewählt wurden.

Bei ihrer Keimung verhalten sich die Basidienzellen unter gleichen Bedingungen genau gleich wie ihre Basidio- und Sekundärsporen. In Wasser werden Sterigmen gebildet, auf 1,5%igen Agarmedien wachsen die Basidienzellen mit Suchhyphen aus und auf Glas und festen Agarmedien kommt es zur Ausdifferenzierung von Infektionshyphen. Morphologisch sind die Keimungsstadien nicht unterscheidbar von entsprechenden Stadien bei der Basidio- und Sekundärsporenkeimung (Abb. 31, 32, 33, 34, 35). Auf Änderungen während der Keimung reagieren die Keimungsstadien gleich wie entsprechende Stadien von keimenden Basidiosporen und Sekundärsporen (Abb. 36, 37, 38). Ausschlaggebend für die Art der Keimung ist, daß die einzelne Basidienzelle Kontakt zur Unterlage bekommt. Oft ist jedoch die Basidie gekrümmt. Die vier Zellen einer Basidie kommen dann nicht alle in Kontakt mit dem Substrat. Sie keimen dann unterschiedlich aus. Auf Glas bildet die sich in Kontakt mit der Unterlage befindliche Basidienzelle Infektionshyphen, während die sich ohne Kontakt zur Unterlage befindliche Basidienzelle mit einem Sterigma auskeimt (Abb. 39 und 40). Auf 1,5%igen Agarmedien können neben Suchhyphen auch Sterigmen ausdifferenziert werden (Abb. 41).

Abb. 31 - 33: Keimung der Basidienzellen auf Glas
(vergleiche dazu Abb. 9).
Maßstab = 10 µm

Abb. 31: Gymnosporangium clavariaeforme
Interkalare Basidienzelle mit Appressorium
gekeimt, im Zentrum Appressorialring sichtbar (Pfeil)

Abb. 32: Gymnosporangium clavariaeforme
Terminale Basidienzelle mit Appressorium
gekeimt, Appressorialring (Pfeil)

Abb. 33: Gymnosporangium clavariaeforme
Appressorium an relativ kurzem Keimschlauch

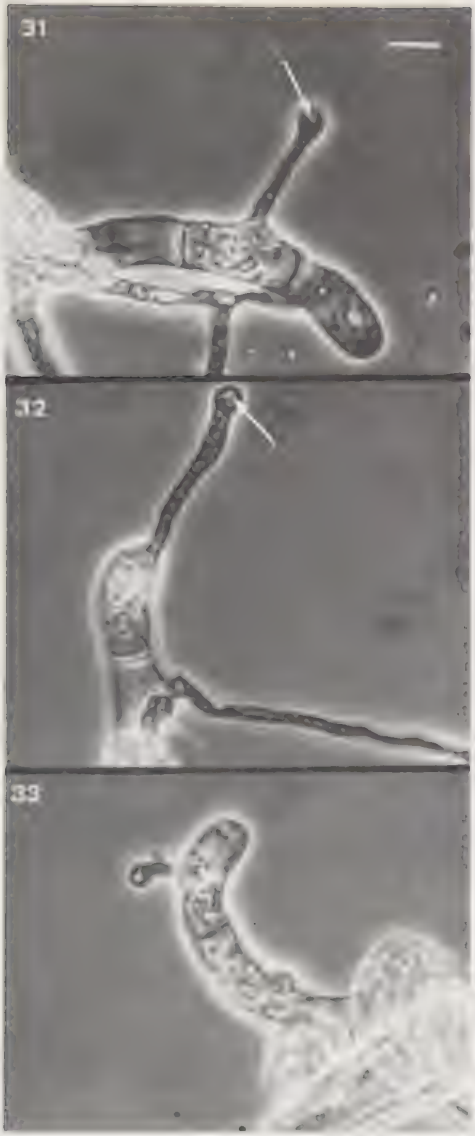

31
32
33

Abb. 34 - 35: Keimung der Basidienzellen auf
1,5%igem Wasseragar
Maßstab = 25 µm

(vergleiche dazu Abb. 12)

Abb. 34: Gymnosporangium clavariaeforme
Alle vier Basidienzellen mit Suchhyphen
gekeimt

Abb. 35: Gymnosporangium clavariaeforme
Eine Basidie unphragmentiert, die andere
mit Suchhyphen gekeimt.
Maßstab = 10 µm

35

Abb. 36 - 38: Änderungen während der Keimung
(vergleiche dazu Abb. 21)
Maßstab = 10 µm

Abb. 36: Gymnosporangium clavariaeforme
An einem Sterigma entsteht ein Appressorium

Abb. 37: Gymnosporangium clavariaeforme
Mit Sterigma gekeimte Basidienzelle
differenziert Appressorium aus

Abb. 38: Gymnosporangium clavariaeforme
Basidienzelle hat Keimungstyp geändert

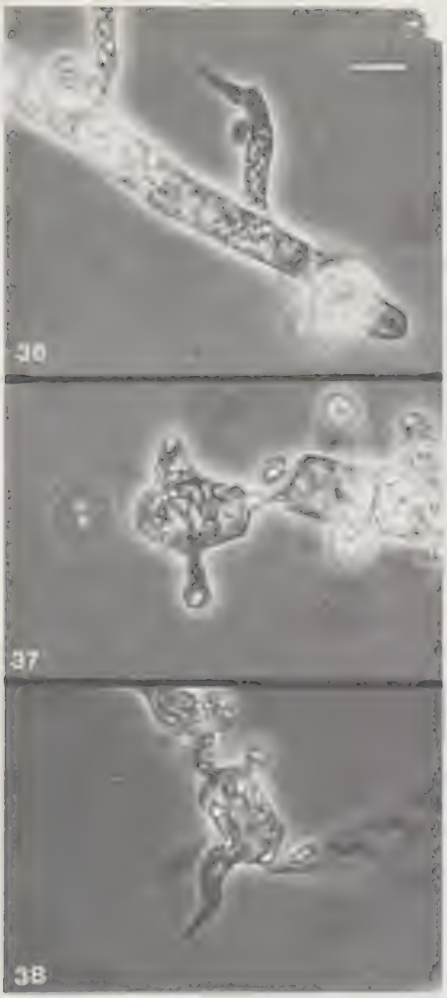
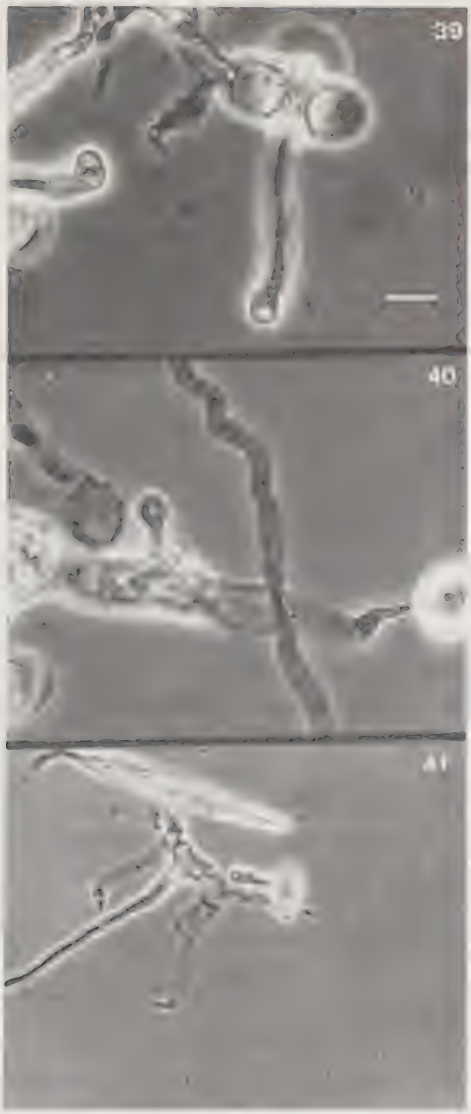

36
37
38

Abb. 39 - 41: Verschiedene Keimung benachbarter Basidienzellen

Abb. 39: Gymnosporangium clavariaeforme
Terminale Basidienzelle mit Appressorium gekeimt, benachbarte Basidienzelle mit Sterigma gekeimt
Maßstab = 10 µm

Abb. 40: Gymnosporangium clavariaeforme
Terminale Basidienzelle mit Sterigma und Basidiospore, benachbarte Basidienzelle mit Appressorium
Maßstab = 10 µm

Abb. 41: Gymnosporangium clavariaeforme
Eine Basidienzelle mit Suchhyphen gekeimt, die anderen mit Sterigmen
Maßstab = 25 µm


39
40
41

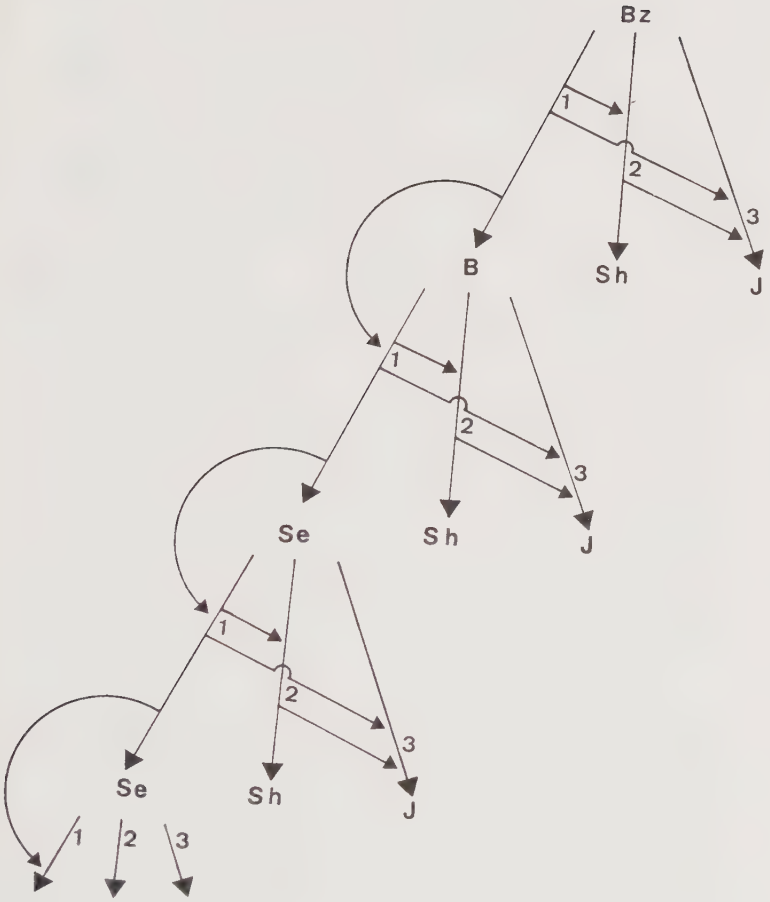
2.3. Zusammenfassung und Diskussion

Bei den Basidienzellen ist die Art der Keimung wie bei den Basidiosporen und Sekundärsporen abhängig von dem mech. Reiz, den die Umgebung auf sie ausübt. Je nach dessen Stärke werden Schleudersporen, Suchhyphen oder Infektionshyphen gebildet. Treten während der Keimung der Basidienzellen verschieden starke mech. Reize auf, so wird die Art der Keimung wie bei den Basidio- und Sekundärsporen nach dem stärksten Reiz, der auf die Basidienzellen einwirkt, ausgerichtet. Oft ist es schwierig, für alle 4 Basidienzellen einer Basidie die gleichen Keimbedingungen herzustellen. In solchen Fällen keimen die 4 Basidienzellen verschieden aus. Es läßt sich folgendes feststellen:

- Basidienzellen, Basidiosporen und Sekundärsporen kamen unter gleichen Bedingungen gleich.
- Morphologisch sind entsprechende Keimungsstadien nicht unterscheidbar.
- Jede Basidienzelle ist physiologisch selbständig.
- Die Basidienzellen sind nicht darauf fixiert, als Endprodukt ihrer Entwicklung Basidiosporen zu bilden. Vielmehr muß die Basidienzelle zur Basidiosporenbildung, genau wie zum Auskeimen mit Suchhyphen oder Infektionshyphen erst determiniert werden.
- Die Basidienzelle ist gleich potent wie die Basidiospore (Schema 5).

Daraus läßt sich ableiten, daß das Endprodukt der Basidienentwicklung die Basidienzelle ist. Je nach der Art ihrer Umgebung kann sie verschieden auskeimen.

Es ist nun die Frage, ob der unfixierte Zustand der Basidienzellen ein ursprüngliches oder abgeleitetes Merkmal ist. In der Einleitung wurde erwähnt, daß Rostpilze noch gehäuft ursprüngliche Merkmale besitzen.



Schema 5: Keimung von Basidienzellen, Basidiensporen und Sekundärsporen. Vergleiche Schema 3 und 4.

Es ist deshalb anzunehmen, daß der unfixierte Zustand der Basidienzellen ein ursprüngliches Merkmal ist. Wäre er ein abgeleitetes Merkmal, müßte darin ein funktioneller Vorteil für die Rostpilze erkennbar sein. Die Omnipotenz ist jedoch für die Rostpilze nicht vorteilhaft. Wie die untersuchten Arten sind die meisten Rostpilze heteroecisch. Bei solchen Arten wird der Wirt mit den Basidio- und Aecidiosporen gewechselt. Um den Entwicklungskreislauf aufrecht zu erhalten, müssen solche Arten Basidiosporen ausbilden. Die Tatsache, daß die Basidienzellen nach ihrer Entstehung erst zur Basidiosporenbildung determiniert werden müssen, ist sicher nicht vorteilhaft für Rostpilze. In der Natur sind deshalb Rostpilze darauf angewiesen, ihre Basidienzellen in einer Umgebung zu bilden, die den richtigen mech. Reiz zur Basidiosporenbildung ausübt. Das bedeutet, die Basidie muß vom Substrat abgehoben werden. Besonders deutlich wird dies bei Rostpilzen, deren Probasidien noch im Wirt eingeschlossen sind (Pucciniastraceen, Melampsoraceen). Die Probasidien keimen mit einer Metabasidie, die in den Luftraum vorstößt. Im Laufe der Evolution sind die Uredinales wohl dazu übergegangen, selbst ihre Probasidien vom Substrat abzuheben. Dies geschieht in mannigfaltiger Weise; etwa daß sie in Ketten gebildet werden oder gestielt sind. Eine der wenigen Ausnahmen ist die Gattung Coleosporium, deren Basidien nicht vom Substrat abgehoben sind. Trotzdem werden unter natürlichen Bedingungen Basidiosporen abgegliedert. Im nachfolgenden Kapitel soll darauf näher eingegangen werden.

Zusammenfassend läßt sich feststellen:

- Rostpilze benötigen die Basidiosporen, um den Wirt wechseln zu können.

Der unfixierte Zustand der Basidienzellen ist deshalb für die Uredinales nicht von Vorteil. Er dürfte deshalb nicht im Laufe der Rostevolution entstanden sein. Vielmehr dürfte es sich dabei um ein ursprüngliches Verhalten handeln, das die Rostpilze von ihren Vorläufern übernommen haben. Offenbar war es vielen Rostpilzarten nicht möglich, ihre Basidien auf die Ausbildung von Basidiosporen zu fixieren.
Aus diesen Überlegungen läßt sich ableiten, daß die Uredinales innerhalb der Phragmobasidiomyceten mit noch sehr ursprünglichen Basidien ausgestattet sind. Möglicherweise entwickeln andere Phragmobasidiomyceten den Uredinales ähnliche, unfixierte und physiologisch selbständige Basidienzellen.
Anhand der Ergebnisse bei den untersuchten Arten lassen sich deshalb einige grundsätzliche Aussagen treffen, die möglicherweise auf andere Phragmobasidiomycetengruppen übertragbar sind. Im folgenden soll dies versucht werden.
Bei den untersuchten Arten ist das Endprodukt der Basidienentwicklung nicht die Basidiospore, sondern die Basidienzelle selber. In Abhängigkeit von dem mech. Reiz, den die Umgebung auf die Basidienzellen ausübt, keimen die Basidienzellen aus. Die Basidiosporenbildung ist nur eine Möglichkeit der Keimung von Basidienzellen. Je nach Art ihrer Umgebung kann sie verschieden auskeimen. Die Basidienzelle muß zur Basidiosporenbildung, genau wie zum Auskeimen mit Suchhyphen und Infektionshyphen nach ihrer Bildung determiniert werden. Basidienzellen, Basidiosporen und Sekundärsporen keimen unter entsprechenden Bedingungen gleich. Morphologisch und physiologisch unterscheiden sich entsprechende Keimungsstadien nicht voneinander.
Daraus läßt sich ableiten, daß die Basidiospore keine Meiospore ist. Ihre Ausbildung ist nicht in

der Basidienentwicklung eingeschlossen. Sie muß als eine von der Basidienzelle vegetativ gebildete Schleuderspore interpretiert werden.

Anmerkung:

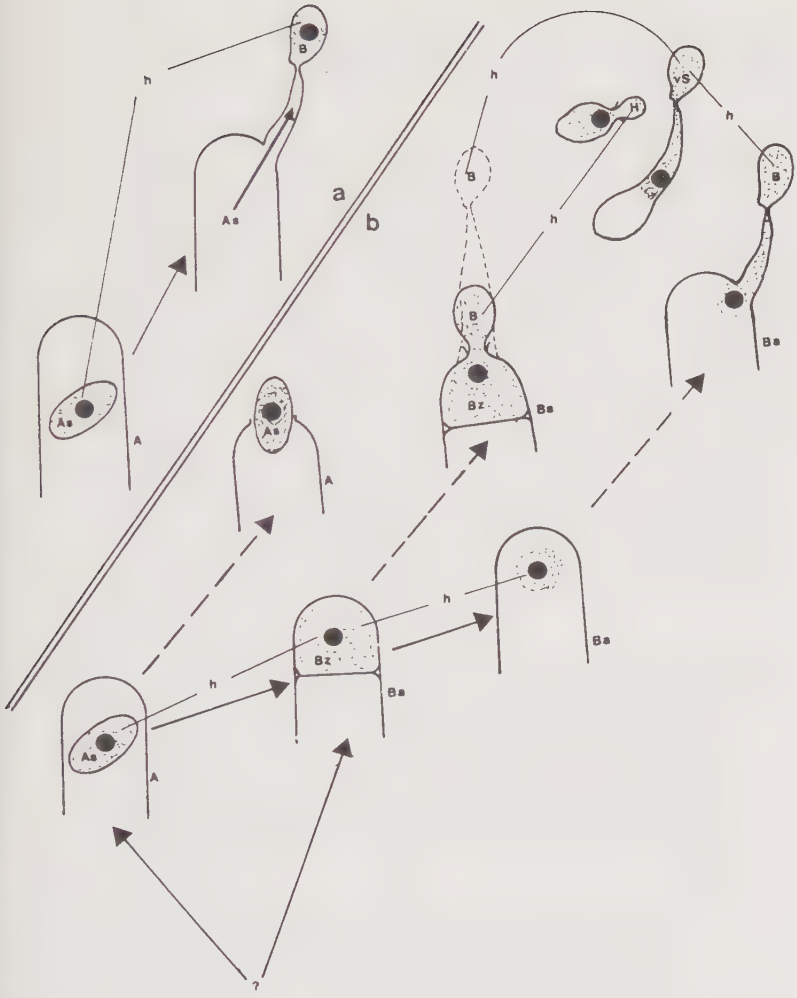
Eine Homologie von Ascus und Basidie wird schon seit langem als wahrscheinlich betrachtet (Janchen 1923). Als phylogenetische Vorläufer der Basidien werden Asci vom Taphrina-Typ diskutiert (Savile 1968; Raper und Flexer 1971; Müller 1977). Im Vergleich zu den Asci werden die Basidien heute allgemein als die Meiosporangien der Basidiomyceten interpretiert (Oberwinkler 1978). In beiden Organen findet die Karyogamie und nachfolgend die Meiose statt. Zusammenfassend bedeutet dies:

- Asci sind den Basidien homolog. In ihrer Funktion sind sie Meiosporangien.
- Ascosporen sind den Basidiosporen homolog. Sie sind als Meiosporen zu interpretieren.
- Die phylogenetische Entstehung der Basidien aus ascusähnlichen Meiosporangien wird dahingehend interpretiert, daß die endogene Sporenbildung in eine exogene Sporenbildung umgewandelt wurde. Damit wird ausgedrückt, daß Basidiospore und Ascospore gemeinsamen Ursprungs sind (Schema 6 a). In dieser Hinsicht ist besonders die Entwicklung der Basidiosporenwand untersucht worden. Die Ergebnisse sind jedoch nicht einheitlich. Einige Autoren interpretieren die Basidiosporenbildung ähnlich einer Ascosporenbildung, wobei die äußerste Basidiosporenwand von der Basidienwand abstammt und zusätzlich

von innen angelagerte Wandschichten die eigentliche Sporenwand bilden (Zusammenfassung bei McLaughlin 1982).

Die Ergebnisse dieser Arbeit lassen jedoch an den dargestellten Homologiebeziehungen von Ascus und Basidie erhebliche Zweifel aufkommen. So wird deutlich, daß bei den untersuchten Arten die Basidiosporen als vegetativ gebildete Schleudersporen interpretiert werden müssen. Die Basidienzellen besitzen die gleiche Keimungspotenz wie die Basidio- und Sekundärsporen. Morphologisch unterscheidet sich die Basidiosporenbildung von der Sekundärsporenbildung nicht. Aufgrund dieser Daten läßt sich zumindest vermuten, daß Ascospore und Basidiospore phylogenetisch nicht gemeinsamen Ursprungs sind, obwohl beide die gleiche Funktion der Verbreitung ausüben. Vielmehr dürfte die Basidienzelle als Endprodukt des Meiosporangiums der Ascospore homolog sein.
Im Gegensatz zur Ascospore übt jedoch die Basidienzelle die Funktion der Verbreitung nicht (mehr) aus. Sie kann sich nur noch fortpflanzen. Die Funktion der Verbreitung wird von veg. Verbreitungseinheiten ausgeübt. In diesem Zusammenhang ist interessant, daß bei Arten der Gattung Taphrinales, die von einigen Autoren verwandtschaftlich in Zusammenhang mit den Uredinales gebracht wird (Savile 1968), die Ascosporen noch im Ascus hefeartig knospen und nachfolgend die Hefezellen verbreitet werden (Syrop und Beckett 1976).
Aus Phragmobasidien könnten sich im Laufe der Evolution durch Reduktion der Septen Holobasidien entwickelt haben (Einleitung, Oberwinkler 1982).
Obwohl die Basidiospore sich phylogenetisch aus einer veg. Verbreitungseinheit entwickelt hat, wird

sie ontogenetisch jetzt wieder wie die Ascospore bei den Ascomyceten als Endprodukt der Meiosporangium-entwicklung ausgebildet (Schema 6 b).
Die obigen Überlegungen sollen einige neue Anstöße vermitteln.
Eine Diskussion darüber würde jedoch den Rahmen dieser Arbeit sprengen. Die erzielten Ergebnisse sollen deshalb auf die Phragmobasidiomyceten begrenzt diskutiert werden.



Schema 6: Homologe Beziehungen zwischen Ascus und Basidie. Nähere Erläuterungen im Text.

a. Im herkömmlichen Sinne interpretiert (Janchen 1923, McLaughlin 1982).

b. Aus den Daten dieser Arbeit vermutete Homologien.

(durchgezogene Pfeile = Phylogenetische Entwicklung

unterbrochene Pfeile = ontogenetische Entwicklung)

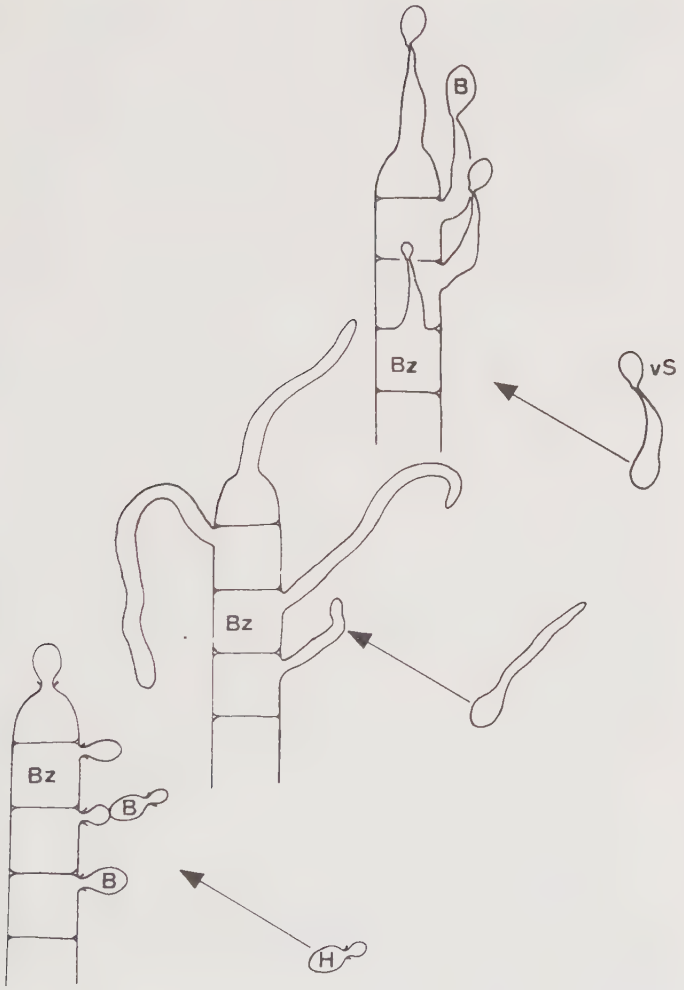
Das Endprodukt der Basidienentwicklung ist bei den untersuchten Arten die Basidienzelle. Sie ist die erste Zelle,

die im haploiden Ontogenieabschnitt gebildet wird. Sie keimt vegetativ aus.

Obig wurde dargelegt, daß die Omnipotenz der Basidienzellen nicht im Laufe der Rostevolution entstanden sein kann, sondern von früheren Formen übernommen worden ist. Es kann deshalb für Phragmobasidiomyceten allgemein vermutet werden, daß ihre Basidienzellen ursprünglich als Endprodukt der Basidienentwicklung angelegt wurden. Vielleicht bilden rezente Phragmobasidiomyceten ebenfalls noch Basidienzellen aus, die vegetativ keimen. Diese Überlegungen werden sicher zu einem besseren Verständnis verwandtschaftlicher Beziehungen niederer Basidiomyceten führen. Einige Aspekte seien im folgenden aufgeführt:

- Bei noch nicht fixierten Basidienzellen ist die Möglichkeit der Keimung abhängig von der jeweiligen Organisationshöhe des entsprechenden Pilzes; d. h. von der verwirklichten Wuchsform im veg. Ontogenieabschnitt.
- Bei Phragmobasidiomyceten sind grundsätzlich drei Wuchsformen im haploiden Ontogenieabschnitt bekannt:
  a. Hefeknospung
  b. Ausdifferenzierung von Ballistosporen
  c. Hyphenwachstum

  Dabei werden nur bei a. und b. Einzelzellen (Sporen) gebildet.
- Nichtfixierte Basidienzellen können deshalb in Abhängigkeit von der verwirklichten Wuchsform eines Pilzes auskeimen
  - nach Art der Hefeknospung.
  - mit Hyphen.
  - mit Ballistosporen (Schema 7).



Schema 7: Keimung der Basidienzellen in Abhängigkeit von der verwirklichten Wuchsform im veg. Ontogonieabschnitt.
Nähere Erläuterungen im Text.

Gibt es unter den Phragmobasidiomyceten noch Organismen, bei denen die Basidienzellen hefeartig knospen oder mit Hyphen auswachsen?

Die obigen Ausführungen lassen den Schluß zu, daß Gruppen, welche im haploiden Ontogenieabschnitt hefeartig knospen, auch ihre Basidiosporen nach derselben Wuchsform ausprägen. Andererseits dürften Gruppen, welche im veg. Ontogenieabschnitt nicht hefeartig knospen, auch ihre Basidiosporen nicht hefeartig bilden können.

In Bezug auf die Uredinales sind besonders die Ustilaginales von Interesse (Einleitung). Von Arx (1967) stellte sie zusammen mit den Endomycetales, Sporobolomycetales, Torulopsidales, Taphrinales und Exobasidiales in die Klasse der Endomyceten. Alle diese Pilze können hefeartig knospen. Moore (1972) führte die neue Abteilung Ustomycota ein, der auch die Ustilaginales zugeordnet wurden. Die Abteilung Ustomycota ist dabei gleichen Ranges wie die Abteilungen Basidiomycota und Ascomycota. Zur Einführung der Abteilung benutzte er folgende Kriterien:

- Die Ustosporen entsprechen nicht den Teleutosporen der Uredinales; ihre Keimhyphen bilden keine meiotisch entstehende Meiosporen, sondern mitotische Sporidien.
- Poren mit dem Doliporus-Parenthesom Komplex fehlen.

Talbot (1968) stellte Ustilaginaceen und Uredinales in eine gemeinsame Klasse.

Andere Untersuchungen (Deml 1977) lassen vermuten, daß die Brandpilze allgemein den Basidiomyceten zuzuordnen sind. So sind die Zellwände lamellär strukturiert. Nach Kreger van Rij und Veenhuis (1971) scheint dies ein konstantes Basidiomycetenmerkmal zu sein.

Bei Tilletiaceen konnte Deml (1977) außerdem Doliporen nachweisen, während bei Ustilagoarten Schnallensepten beschrieben wurden (Deml et al. 1981). Schnallen und Doliporen sind eindeutige Basidiomycetenmerkmale (Oberwinkler 1978).
Wird den Merkmalen des Meiosporangiums ein hoher systematischer Wert eingeräumt, müssen die Brandpilze in 2 ganz unterschiedliche Taxa aufgeteilt werden. Ustilagobasidien sind reif quergeteilt, während Tilletiabasidien meist ungeteilt bleiben (Gäumann 1964). Oberwinkler (1978) ordnete unter anderem deshalb die Ustilaginaceen den Phragmobasidiomyceten, die Tilletiaceen den Holobasidiomyceten zu. Die taxonomische Stellung der Ustilaginales sensu Oberwinkler innerhalb der Basidiomyceten ist jedoch noch ungeklärt.
Von Arx et al. (1982) teilen die Unterabteilung Basidiomycota in zwei Klassen ein, wobei die Ustilaginales sensu Oberwinkler in die Klasse Ustomycetes, die Uredinales in die Klasse Basidiomycetes gestellt werden. Auch Müller und Loeffler (1982) trennen die Abteilung Basidiomycota in zwei Klassen auf, wobei die Ustilaginales den Ustomyceten, die Uredinales den Basidiomyceten zugeordnet werden.
Im Gegensatz dazu teilen Khan und Kimbrough (1982) die Basidiomyceten in vier Klassen auf, wobei die Ustilaginales der Klasse Hemibasidiomycetes, die Uredinales der Klasse Teliomycetes zugeordnet werden. Taxonomisch gewertet wurden hierbei vor allem die Feinstruktur der Septenporen und die Basidienmorphologie. Oberwinkler (1982) schließt anhand der Basidienmorphologie auf eine enge Verwandtschaft zwischen Uredinales und Ustilaginales. Nach Oberwinkler könnten die Ustilagobasidien phylogenetisch aus Basidien entwickelt worden sein, wie sie rezent von einigen Uredinales gebildet werden.

Er vermutet, daß solche Basidien im Laufe der Evolution gastroid wurden.
Die obigen Ausführungen zeigen, daß es in der Literatur unterschiedliche Auffassungen über die taxonomische Stellung der Ustilaginales gibt. Es ist schwierig, den Ustilago-Basidientyp zu interpretieren.
Insbesondere die Basidiosporenbildung verläuft im Vergleich zu den Uredinales verschieden.
Aus den Daten der Untersuchungen von Ramberg und McLaughlin (1980) kann geschlossen werden, daß die Basidiosporen bei Ustilago maydis ähnlich wie Hefezellen gebildet werden. Nach Ramberg und McLaughlin können die Basidienzellen bei dieser Art mehrere Basidiosporen abgliedern, wobei jeweils der Kern in die Tochterzelle hinauswandert und sich dort teilt. Ein Tochterkern wandert wieder in die Mutterzelle zurück. Ein gleiches Kernverhalten wurde bei der Basidiomycetenhefeknospung von McCully und Robinow (1972 a, b) und Poon und Day (1976 a) festgestellt.

Weiter fällt auf, daß die Basidienzelle bei Ustilago maydis während ihrer Keimung nicht vakuolisiert. Nach Ramberg und McLaughlin ist dies einzigartig unter den Phragmobasidiomyceten, die sie untersucht haben.
Die Basidiosporen von Ustilago maydis brechen passiv ab oder werden von der nachfolgend gebildeten Spore weggeschoben. Bei ihrer Bildung konnten Ramberg und McLaughlin eine Kragenstruktur nachweisen, wie sie auch für die Basidiohefeknospung typisch ist (Moore 1978). Die Basidien von Ustilago maydis werden während ihrer Entwicklung nicht vom Substrat abgehoben (Bauer 1982).
Einen ähnlichen Basidientyp beschreibt Schmitter (1982) bei Ustilago scabiosae. Basidien vom Ustilago maydis-Typ unterscheiden sich von anderen Phragmo-

basidien dadurch,

- daß die Basidien nicht von Substrat abgehoben werden.
- daß die Basidienzellen mehrere Basidiosporen abgliedern können, wobei die Basidienzellen offenbar nicht vakuolisieren.
- daß die Sporenbildung morphologisch und karyologisch einer Basidiomycetenhefeknospung ähnlich ist.

Die deutlichen Unterschiede zu den Phragmobasidien anderer Gruppen macht es schwierig, solche Basidien zu interpretieren. Dies kommt auch in der Terminologie zum Ausdruck. So wird die Basidie vom Ustilago--Typ oft als Promycel, die Basidiospore als Sporidie bezeichnet. Für die taxonomische Stellung der Ustilaginales sensu Oberwinkler (1978) ist sicher entscheidend, ob die Basidien ursprünglich oder abgeleitet sind. Das heißt, haben die Basidienzellen im Laufe ihrer phylogenetischen Entwicklung die Fähigkeit verloren, Basidiosporen als Schleudersporen auszubilden oder haben sie diesen funktionellen Vorteil nie besessen. In dem einen Fall müßten die Ustilaginales als stark abgeleitete Gruppe angesehen werden, während im anderen Fall sie wohl im Basalbereich der Phragmobasidiomyceten anzusiedeln sind. Eine sichere Aussage darüber war bisher noch nicht möglich.

Nach den Erkenntnissen dieser Arbeit ist jedoch eine sichere Aussage darüber möglich. Aus den Daten kann geschlossen werden, daß das Endprodukt der Basidienentwicklung die Basidienzelle ist. Sie keimt vegetativ.

Ustilago maydis wächst wie die meisten Ustilaginales im haploiden veg. Ontogenieabschnitt hefeartig. Damit läßt sich unschwer ableiten (ja es muß sogar gefordert werden), daß die Basidienzellen der

Ustilaginales als Primärhefezellen determiniert sind. Die Basidiosporen entstehen durch Hefeknospung. Daraus läßt sich folgende Bilanz ziehen:

- Die Basidien vom Ustilago maydis-Typ sind durchaus den Phragmobasidien anderer Gruppen homolog. Die unterschiedlichen Basidientypen von Ustilago maydis und der Uredinales sind nur ein Ausdruck der unterschiedlichen Wuchsformen im haploiden Ontogenieabschnitt.
- Rostpilze könnten mit Brandpilzen wie Ustilago maydis näher verwandt sein, als dies in den Merkmalen der Basidien zum Ausdruck kommt.
- Viele Befunde (Einleitung) deuten darauf hin, daß die Hefeknospung die phylogenetisch ursprünglichste Wuchsform der Basidiomyceten ist. Damit ist klar, daß der Ustilago-maydis-Basidientyp nicht abgeleitet sein kann. Im Vergleich zum Rostbasidientyp dürfte er phylogenetisch älter sein.

Ein den Brandpilzen ähnlicher Pilz ist die von Bandoni und Johri (1972) beschriebene Tilletiaria anomala. Aus dickwandigen Probasidien (Brandsporen) entwickelt sich eine reif quergeteilte Basidie. Die Basidioschleudersporen entwickeln ein haploides Mycel. Durch hufeisenartige Verbindungen zweier benachbarter Zellen wandert ein Kern in die benachbarte Zelle, in der die Karyogamie stattfindet. Tilletiaria anomala ist demnach homothallisch. Die Basidiosporen sind neben dem Auswachsen mit Hyphen auch zur Sekundärsporenbildung befähigt. Auch am veg. Mycel können Ballistosporen entstehen. Es konnte bei diesem Pilz jedoch keine Hefesprossung festgestellt werden (Bauer 1982). Im veg. Ontogenieabschnitt können Hyphen und Ballistosporen gebildet werden. Ein

gleiches Keimungsverhalten zeigen auch die Basidienzellen. Je nach Lage der Basidien sind sie befähigt, mit Hyphen oder Schleudersporen zu keimen. Wie bei den untersuchten Rostpilzen ist auch hier die Basidie nicht fixiert. Die Probasidien von Tilletiaria anomala unterscheiden sich in ihrer Entwicklung und Morphologie von Ustilagobrandsporen kaum. Auch der ultrastrukturelle Septenbauplan scheint vergleichbar zu sein (Oberwinkler 1978). Um so bemerkenswerter ist der gänzlich andere Basidientyp. Moore (1980) stellt deshalb Tilletiaria anomala in die Ordnung Septobasidiales.
Die Keimung der Basidienzellen ist auch bei Tilletiaria anomala von der Wuchsform im veg. Bereich abhängig. Die Basidienzellen keimen vegetativ.
Tilletiaria sproßt im veg. Ontogenieabschnitt nicht, sondern bildet Hyphen und Ballistosporen. Dies hat Bandoni und Johri veranlaßt, auf eine eventuelle Verwandtschaft zu den Tilletiales hinzuweisen.

Meine Erkenntnisse auf diesen Pilz bezogen machen jedoch deutlich, daß Tilletiaria anomala mit den Ustilaginales näher verwandt sein kann, als dies in der Morphologie ihrer Basidien zum Ausdruck kommt.

An zwei Beispielen konnten die Erkenntnisse dieser Arbeit konkret nachvollzogen werden. In wieweit dies auf andere Arten ausdehnbar ist, müssen weitere Untersuchungen zeigen.
Abschließend sollen noch einige wichtige Aussagen dieses Kapitels zusammengestellt werden:

- Die Keimung der Basidienzellen bei den untersuchten Arten ist vegetativ. Dieses Verhalten ist auch auf andere Phragmobasidiomycetengruppen übertragbar.
- Die Keimung der Basidienzellen ist abhängig von der verwirklichten Wuchsform im veg. Ontogenieabschnitt des entsprechenden Pilzes.

- Es ist möglich, daß verwandtschaftlich eng zusammenstehende Sippen sich in der Ausbildung der Basidiosporen (wenn überhaupt Sporen gebildet werden) deutlich unterscheiden.
- Wenn innerhalb einer Art im veg. Ontogenieabschnitt mehrere Wuchsformen verwirklicht sind (wie bei den untersuchten Uredinales), so können die Basidienzellen verschieden auskeimen. Besonders Studien an Basidien, die in Keimungsversuchen gewonnen werden (z.B. Ustilaginales) müssen deshalb vorsichtig interpretiert werden.
  Eventuell andere Keimbedingungen könnten auch einen anderen Basidientyp zur Folge haben.
- Höchste Priorität in systematischen Arbeiten dürfte demnach nicht die Bildungsweise der Basidiosporen, sondern die Entstehung der Basidienzellen einnehmen. Am Beispiel von Coleosporium soll dies im folgenden untersucht werden.

3. Basidienentwicklung von Coleosporium tussilaginis

Die Basidien von Coleosporium tussilaginis entstehen terminal an schnallenlosen dikaryotischen Hyphen (Abb. 42). Schon im jungen Zustand sind die Basidien von ihren Mutterzellen durch Septen isoliert.

Während der jetzt folgenden Volumenzunahme wächst die noch von der Mutterzelle abstammende Zellwand lange Zeit mit. Erreichen die Initialen eine Größe von ca. 30 µm, beginnt sich die Zellwand vom Apex ausgehend abzulösen und zu verschleimen (Abb. 43).

In späteren Entwickungsstadien ist zu sehen, daß die gesamte Zellwand bis zum Septum abgelöst und verscheimt ist. Besonders am Scheitel der nach unten hängenden Initialen sammelt sich der Schleim an (Abb. 44). Die Basidieninitialen sind in dieser Entwicklungsphase noch vollständig im Wirtsblatt eingeschlossen.

Während sich die Initiale nun weiter vergrößert, verschmelzen die beiden Kerne (Abb. 45). Kurz nach der Karyogamie sind die beiden Nucleoli im diploiden Kern noch getrennt (Abb. 45). Im Laufe der weiteren Entwicklung verschmelzen sie zu einem einzigen Nucleolus (Abb. 46).

Noch im diploiden Zustand erreichen die Basidien ihre Endgröße. Während dieser Wachstumsperiode wird die Epidermis zerstört (Abb. 25). Ist die Volumenzunahme abgeschlossen, umgibt sich die nackte Initiale mit einer neuen Zellwand. In der sich sofort daran anschließenden Entwicklungsphase phragmentiert die Basidieninitiale. Nach der ersten meiotischen Teilung wird zentripetal zwischen den beiden Nachfolgekernen ein Querseptum einbezogen. Dieses ist aus zwei elektronendichten Außenschichten, getrennt durch eine schmale elektronendurchlässige Mittelschicht, aufgebaut (Abb. 47). Auf beiden Seiten des Septums ist regelmäßig in Nähe des Plasmalemmas ER zu beobachten.

Nach der 1. Septenbildung führen die beiden Kerne synchron die 2. Reifeteilung durch. Die Teilungsspindeln sind dabei oft nicht in Längsrichtung orientiert. Je nach der Richtung der Teilungsspindeln werden nachfolgend die Septen quer, schräg oder im Extremfall in Längsrichtung einbezogen (Abb. 48, 49). Die Septen entstehen zentripetal (Abb. 51). Dabei kommt es häufig vor, daß sie nicht nur von Außenwänden, sondern zum Teil von den Mittelsepten ausgehend gebildet werden (Abb. 50).
Poren in den Septen konnten nicht festgestellt werden. Jedoch wurden auch keine Serienschnitte ausgewertet.
Die Basidie besteht jetzt aus 4 Zellen, die je einen haploiden Kern besitzen.
Während sich die Basidie phragmentiert, wird gleichzeitig mit der Septenbildung von innen an die Außenwände Wandmaterial angelagert. Die Außenwände reifer Basidien scheinen deshalb zweiteilig zu sein (Abb. 52).

In einer weiteren Entwicklungsphase runden sich die einzelnen Basidienzellen ab. Die Außenwände zerreißen an den Verbindungsstellen der einzelnen Basidienzellen (Abb. 53).
Die vier Basidienzellen einer Basidie sind nur noch locker zusammenhängend. Besonders die apikale Basidienzelle löst sich häufig ab (Abb. 26).
Die einzelnen Basidienzellen wachsen mit einem Sterigma aus. Dabei wird nur die innere Wandhälfte zur Sterigmabildung verwendet. Die äußere Wandschicht wird von dem auswachsenden Sterigma aufgerissen (Abb. 54, 55).

Abb. 42 - 55: Basidienentwicklung von Coleosporium tussilaginis ($GA/KMnO_4$)

Abb. 42: Trägerzelle mit zwei Basidieninitialen
Maßstab = 1 µm

Abb. 43: Zellwand der Basidieninitiale verschleimt.
Maßstab = 0,5 µm

Abb. 44: Basidien im Schleim eingebettet.
Maßstab = 10 µm

Abb. 45: Diploider Kern kurz nach der Karyogamie, Nucleoli sind noch getrennt.
Maßstab = 5 µm

Abb. 46: Diploide Kerne in jungen Basidien, in der rechten Basidie ist ein größerer Nucleolus sichtbar (Pfeil)
Maßstab = 10 µm

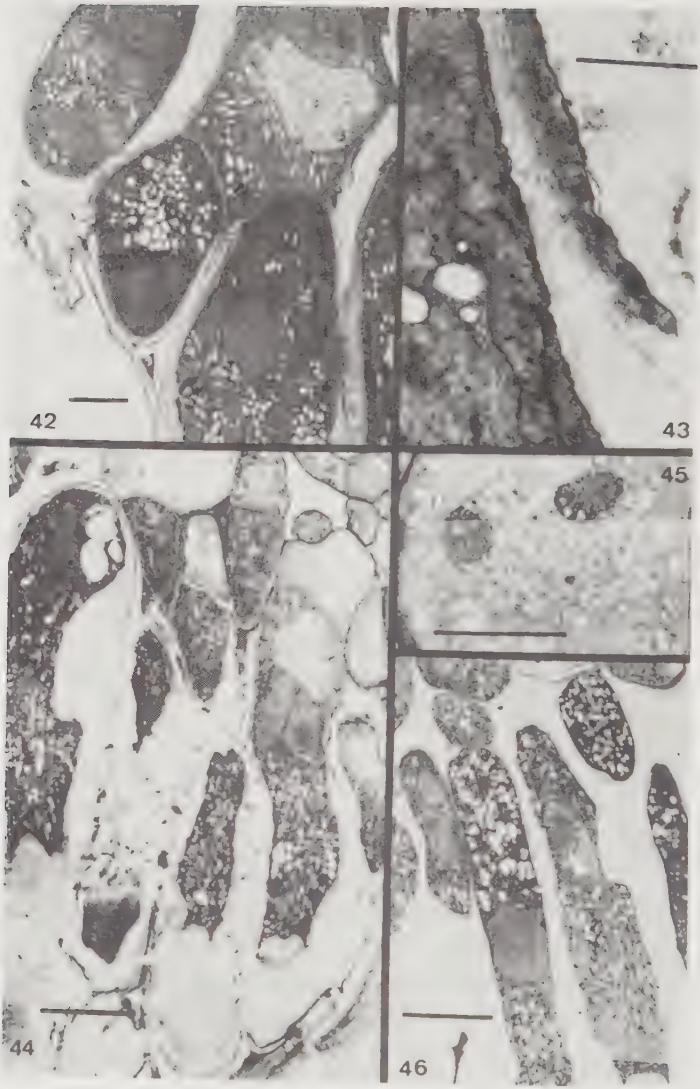

42
43
45
44
46

Abb. 47: Septum nach der 1. meiotischen Teilung.
Maßstab = 0,5 µm

Abb. 48: Reife Basidie, obere Basidienhälfte mit schräg eingezogenem Septum.
Maßstab = 5 µm

Abb. 49: In der unteren Hälfte einer phragmentierten Basidie verläuft das Septum in Längsrichtung.
Maßstab = 5 µm

Abb. 50: Das Septum nach der 2. meiotischen Teilung ist vom Mittelseptum ausgehend gebildet worden, Mittelseptum mit durchgehender elektronendurchlässigen Mittelschicht.
Maßstab = 1 µm

Abb. 51: Septenbildung verläuft zentripetal.
Maßstab = 1 µm

Abb. 52: Zweiteilige Außenwand einer reifen Basidie.
Maßstab = 1 µm

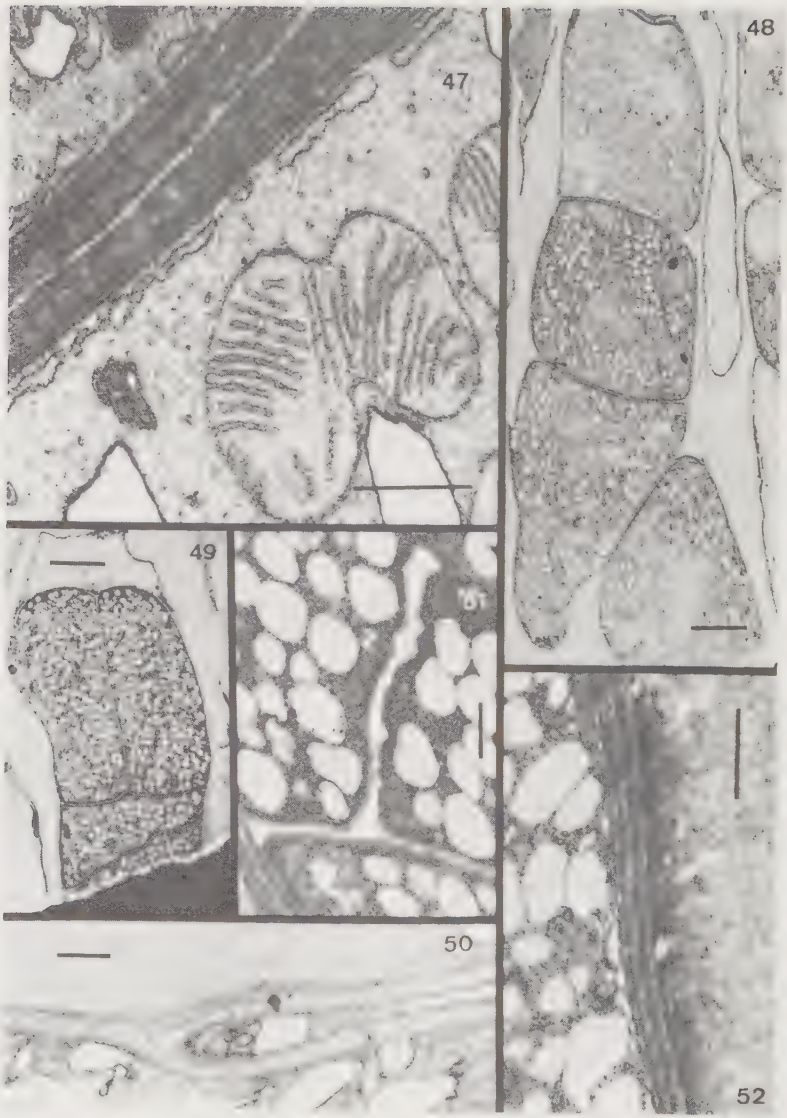
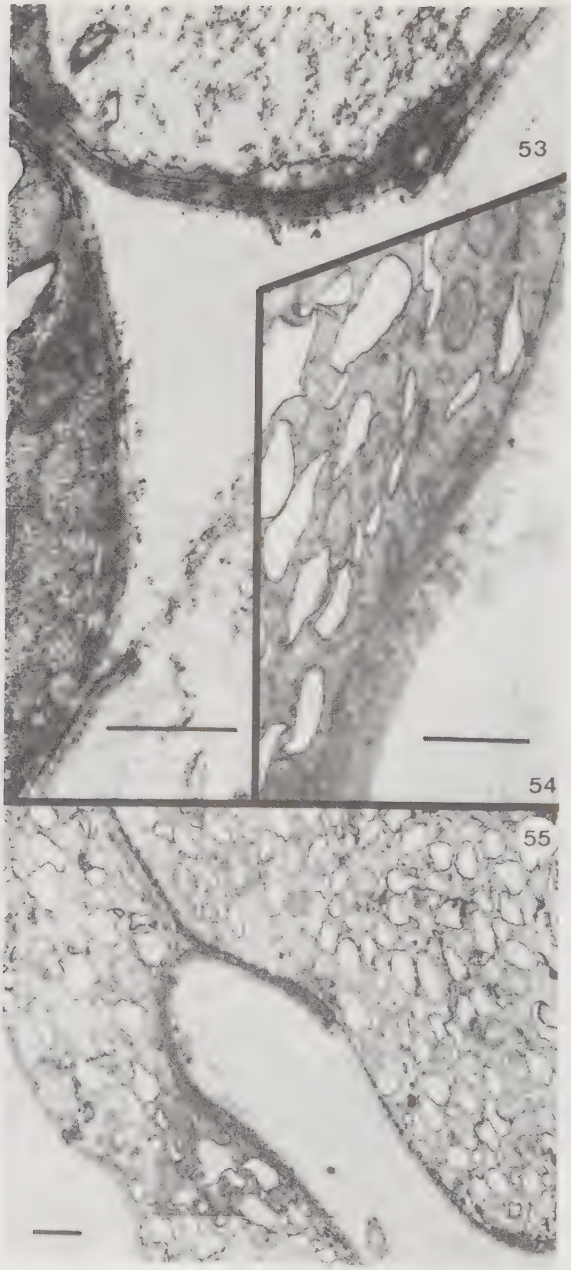

47
48
49
50
52

Abb. 53: An der Verbindungsstelle zweier benachbarter Basidienzellen ist die Außenwand zerrissen.
Maßstab = 1 µm

Abb. 54: Enteroblastische Sterigmabildung.
Maßstab = 1 µm

Abb. 55: Apex einer auskeimenden Basidie, Sterigmenbildung enteroblastisch.
Maßstab = 1 µm


53
54
55

3.1. Zusammenfassung und Diskussion

Die Basidien von Coleosporium t. entwickeln sich aus terminalen Hyphenzellen. Während sie noch im Wirtsgewebe eingeschlossen sind, verschleimt ihre Zellwand. Noch unphragmentiert durchbrechen sie die Epidermis. Nach jedem meiotischen Teilungsschritt werden die Nachfolgekerne durch Septen voneinander getrennt. Die Basidien gehen eindeutig nicht aus Probasidien hervor. Ohne morphologisch besondere Ausdifferenzierung wandeln sich terminale Hyphenzellen in Basidien um. Unter den Uredinales gehören die wirtschaftlich interessanten und deshalb bestuntersuchten Arten meist abgeleiteten Sippen an. Solche Sippen bilden echte Teleutosporen, die eine selbständige Verbreitungseinheit darstellen, aus. Von den Verhältnissen dieser Sippen ausgehend wird wohl in der Literatur (Einleitung) die Basidienentwicklung bei Rostpilzen, welche keine selbständige Teleutosporen ausbilden, auch mit den gleichen Termini belegt. Gäumann (1959, 1964) und Littlefield und Heath (1979) interpretieren die noch nicht phragmentierte Basidie von Coleosporiumarten als Teleutospore, die intern mit einer Basidie keimt. Vorliegende Daten meiner Untersuchung zeigen, daß die Basidien von Coleosporium t. wohl als einfache, auriculariale Basidien interpretiert werden müssen. Nach Oberwinkler (1978, 1982) sind die Basidien von vielen Vertretern der Pucciniastraceen, Coleosporiaceen und Chrysomyxaceen in diesem Sinne zu interpretieren. Die Verhältnisse bei den Uredinales (Einleitung) lassen vermuten, daß Teleutosporen erst im Laufe der Evolution der Rostpilze entstanden sind. In dieser Hinsicht hat sich Juel schon 1898 in treffender Weise geäußert. Er schreibt: "Wie diese eigentümliche Basidienform zustande gekommen ist, dürfte sich in einfacher

Weise erklären lassen. Dem Wechsel der Jahreszeiten sich anpassend, haben sich die Basidien, nachdem die Kernverschmelzung stattgefunden hat, mit einer dicken Haut umgeben, und in diesem Dauerzustand erwarten sie die für die weitere Entwicklung günstigen Verhältnisse. Für die folgende Entwicklung sind sie aber infolge der Wandverdickung nicht mehr geeignet und sie verjüngen sich daher durch einen zartwandigen Schlauch, der nur eine Verlängerung der Basidie darstellt, und in diesem spielen sich die späteren Vorgänge ab. Da ich also die Puccinia-Basidie als eine angepaßte Basidienform auffasse, so liegt es zum mindesten sehr nahe, die Basidie der Coleosporiaceen, welche diese Anpassung nicht zeigen, als einen ursprünglichen Typus zu betrachten, aus welchem die Puccinia-Basidie sich entwickelt hat."

Dickwandige Probasidien bilden nicht nur Arten der Uredinales aus. Diese oft in eine gemeinsame Klasse Teliomycetes zusammengefaßten Pilze (Talbot 1968) enthalten jedoch Gruppen mit Phragmobasidien (Uredinales, Ustilaginales) und Holobasidien (Tilletiales). Die dickwandige Probasidie scheint deshalb nicht monophyletischen Ursprungs zu sein. Vielmehr ist sie im Sinne einer Organisationsstufe aufzufassen.

Auffällig ist weiter, daß die ehemalige Hyphenzellwand bei der Basidienentwicklung von Coleosporium t. verschleimt. Nachfolgend umgibt sich die noch unphragmentierte Basidie wieder mit einer neuen Zellwand. Ein ähnlicher Vorgang ist mir nur bei Ustilagoarten bekannt (Deml et al. 1981). Bei diesen Arten verschleimen die Zellwände der Hyphenzellen, die sich nachfolgend zu Brandsporen (Basidien) ausdifferenzieren. Gleichzeitig wird eine neue Zellwand, die eigentliche Brandsporenwand aufgebaut.

Aufgrund der vorliegenden feinstrukturellen Ergebnisse läßt sich vermuten, wie der auriculariale Basidientyp im Laufe der Evolution zum Probasidientyp umgewandelt wurde: Indem die Basidienwand, die von Coleosporium t. neu gebildet wird, in ihrer ontogenetischen Entwicklung vorverlegt und verstärkt wurde.
In diesem Zusammenhang ist interessant, daß bei der Aecidio- und Uredosporogenese von Coleosporium t. die von der Mutterzelle abstammende Zellwand verschleimt, während die jungen Aecidio- und Uredosporen die eigentliche Sporenwand aufbauen. Die Zwischenzellen bleiben unverdickt (Bauer 1980). Auch die Teleutosporenwand bei abgeleiteten Rostpilzen entsteht sekundär (Mims et al. 1975, Harder 1977, Sebald 1977, Bauer 1982). Bei Coleosporium tussilaginis entsteht die Basidienwand ebenfalls sekundär. Eine Verschleimungsphase, wie sie während der Basidienentwicklung von Coleosporium tussilaginis auftritt, konnte McLaughlin (1979, 1981) bei Ariculariaarten nicht feststellen. Vielleicht repräsentiert Coleosporium tussilaginis noch einen Basidientyp, wie er in der Frühphase der phylogenetischen Entwicklung vom auricularialen Basidientyp zum Probasidientyp in der Stammesgeschichte aufgetreten sein könnte.

Die Septen entwickeln sich zentripetal. Sie sind aufgebaut aus 2 elektronendichten Schichten, die durch eine schmale elektronendurchlässige Mittelschicht getrennt sind. Dies ist nach Littlefield und Heath (1979) auch charakteristisch für interzellulare Hyphen von Rostpilzen. Da keine Serienschnitte ausgewertet wurden, kann nicht festgestellt werden, ob in den Septen Poren gebildet wurden oder nicht. Die Basidienzellen entstehen offensichtlich in ähnlicher Weise wie Hyphenzellen.
Während die Basidie phragmentiert, wird laufend von innen an die Außenwände ebenfalls Zellwandmaterial

angelagert. Bei phragmentierten Basidien ist deshalb die Außenwand zweischichtig. Die Sterigmen wachsen mit der inneren Wandschicht aus. Die äußere Wandschicht wird von den auskeimenden Sterigmen durchbrochen. Enteroblastisch entstehende Sterigmen konnten Tu et al. (199) an Thanatephorus cucumeris und McLaughlin (1979) an Tulasnella sp. und Auricularia sp. beobachten. Bei Coprinus cinereus (McLaughlin 1977) und Boletus rubinellus (Yoon 1980) konnten keine enteroblastisch entstehende Sterigmen festgestellt werden.
Die Hefeknospung wie auch die Konidienbildung verläuft bei Basidiomyceten (im Gegensatz zu den Ascomyceten) enteroblastisch (Honold 1982). Eine Interpretation der entero- und holoblastischen Sterigmenbildung bei Basidiomyceten scheint mir zu diesem Zeitpunkt noch verfrüht zu sein. So wäre zu überprüfen, inwieweit die enteroblastische bzw. holoblastische Sterigmenkeimung charakteristisch für welche Gruppen ist. Nach den Daten des vorherigen Kapitels keimen die Basidienzellen bei Phragmobasidiomyceten vegetativ. In diesem Zusammenhang wäre zu überprüfen, ob generell die Sterigmenbildung bei niederen Basidiomyceten enteroblastisch verläuft oder ob nur die Basidien ihre Sterigmen enteroblastisch bilden. Metzler (1980) konnte bei Gymnosporangium fuscum zeigen, daß die Basidiosporenwand bei der Sekundärsporenbildung sich nicht kontinuierlich in das Sterigma fortsetzt. Nach seinen Angaben wird die Sporenwand von innen durch eine zweite Schicht verstärkt, die sich kontinuierlich in den Keimschlauch fortsetzt. Mims (1977) fand, daß die Basidiosporenwand bei Gymnosporangium juniperi-virginianae einschichtig ist.
Feinstrukturell wurde die Basidienentwicklung bei Coleosporiumarten bisher nicht untersucht.

B. Karyologische Untersuchungen

Die karyologischen Befunde basieren auf den in Teil A beschriebenen und illustrierten Aussagen. Die Kerne wurden mit der HCl-Giemsafärbung angefärbt

1. Basidiosporen

Die Basidiosporen aller untersuchten Arten verhielten sich in Bezug auf ihre Kernverhältnisse einheitlich. Nach ihrer Abschleuderung sind die Basidiosporen zweikernig* (Abb. 55 a und 56). Die beiden rundlichen Kerne sind deutlich voneinander getrennt. Bei Coleosporium tussilaginis beträgt der Durchmesser der kugelförmigen Kerne ca. 6 µm.

- Infektionshyphen

Keimt die Basidiospore mit Infektionshyphen aus, so bleibt der zweikernige Zustand erhalten. Bei Coleosporium tussilaginis wandern beide Kerne in die Infektionshyphe ein (Abb. 57). Bei Gymnosporangium clavariaeforme verbleiben entweder beide Kerne in der Basidiospore oder ein Kern wandert in das Appressorium ein (Abb. 58). Dieses Verhalten trifft allerdings nur auf solche Basidiosporen zu, die ihre Appressorien an kurzen Keimschläuchen bilden. Bei Basidiosporen, die ihre Appressorien an langen Keimschläuchen bilden, wandern beide Kerne in den Keimschlauch ein.
Während der Keimung konnte keine Änderung in Größe und Struktur der Kerne festgestellt werden. Wohl aber passen sie sich in ihrer Form den jeweiligen räumlichen Gegebenheiten an.

- Suchhyphen

Keimt die Basidiospore mit Suchhyphen aus, so bleibt der zweikernige Zustand erhalten (Abb. 59 und 60). Beide Kerne wandern in die Suchhyphe ein, wo sie meist dicht nebeneinander liegen. Die Struktur und das Volumen der Kerne verändert sich während der Keimung nicht. Auch hier passen sich die Kerne in ihrer Form den räumlichen Gegebenheiten in der Suchhyphe an.

Abb. 55 a - 56: Kernverhältnisse in ungekeimten Basidiosporen

Abb. 55 a: Gymnosporangium clavariaeforme
Basidiospore, 0 - 10 Minuten nach ihrer Freisetzung.
Maßstab = 5 µm

Abb. 56: Coleosporium tussilaginis
Basidiospore, 0 - 10 Minuten nach ihrer Freisetzung
Maßstab = 5 µm

Abb. 57 - 60: Kernverhältnisse während der Keimung mit Suchhyphen und Infektionshyphen

Abb. 57: Coleosporium tussilaginis
Zweikernige Infektionshyphe
Maßstab = 13 µm

Abb. 58: Gymnosporangium clavariaeforme
Mit einem Appressorium ausgekeimte Basidiospore
Maßstab = 5 µm

Abb. 59: Gymnosporangium clavariaeforme
Teil einer Suchhyphe
Maßstab = 5 µm

Abb. 60: Coleosporium tussilaginis
Zweikernige Suchhyphe
Maßstab = 13 µm

55
a
56
57
58
60
59

- Sekundärsporen

Die Beobachtung der Kernverhältnisse während der Sekundärsporenbildung erwies sich als ungemein schwierig. Es sollen deshalb einige wichtige Aussagen von Teil A wiederholt werden:

- Die Basidiospore wird in Abhängigkeit von ihrer Umgebung vor ihrer Auskeimung auf einen Keimungstyp festgelegt
- Die Substrate, die bei den Basidiosporen die Sekundärsporenbildung auslösen, werden in Teil A ausführlich diskutiert.

Ohne die Kenntnis dieser Ergebnisse wäre es nicht möglich, den Verlauf der Sekundärsporenbildung zu beschreiben.
Wird die Basidiospore zur Sekundärsporenbildung determiniert, so ändern sich die Kernverhältnisse, noch ehe sie auskeimt. Da sich diese Kernänderungen in der ungekeimten Basidiospore mit der normalen Giemsa-Färbung nur unvollständig erfassen lassen, mußte eine Methode entwickelt werden, die bessere Aussagen erlaubt (Methode A, II. Material und Methoden). Ca. 1 Stunde nach Freisetzung der Basidiospore auf einem sekundärsporenauslösenden Substrat treten die beiden Kerne (Abb. 61) in Kontakt zueinander (Abb. 62).
Auch in den folgenden Entwicklungsschritten (Abb. 63 - 66) bleiben die beiden Kerne räumlich verbunden. Solche Stadien werden anhand der normalen Giemsa-Methode wohl als einkernig angesprochen.

In räumlicher Verbundenheit der beiden Kerne beginnt sich das Chromatin eines Kernes zu kondensieren (Abb. 63). Mit der Methode A konnten die beiden Kerne in diesem Entwicklungsstadium nicht getrennt werden.

Während ein Kern in Größe und Struktur unverändert bleibt, kondensiert das Chromatin des anderen Kernes weiter. Das Chromatin des unkondensierten Kernes paßt sich in seiner Form den räumlichen Veränderungen bei der Kondensation des anderen Kernes an (Abb. 63 und 66, Pfeile). Bei Coleosporium tussilaginis ist der Endzustand erreicht, wenn der kondensierende Kern einen Durchmesser von ca. 2,5 µm erreicht hat (Abb. 65). Nachfolgend trennen sich die beiden Kerne wieder voneinander (Abb. 65 - 67).
Morphologisch ist der kondensierte Kern in etwa vergleichbar mit Kernen, die unmittelbar aus einer Mitose hervorgegangen sind (Abb. 76, 77, 78).
Abb. 76 zeigt ein telophasisches-postmitotisches Stadium in der Sekundärspore. Abb. 77 zeigt postmitotische Kerne in der Pyknophore (Pfeile). Der apikale Kern wandert in die sich bildende Pyknospore ein (Abb. 79, kleiner Pfeil), wo das Chromatin des Kernes kondensiert bleibt (Abb. 79, großer Pfeil). Nur der in der Pyknophore verbleibende Kern lockert sein Chromatin auf (Abb. 79, zwei Pfeile). Kerne mit kondensiertem Chromatin besitzen auch die bei der Aecidio- und Uredosporogenese auftretenden Zwischenzellen (Abb. 78). Das Chromatin bleibt in diesen Kernen nach der Mitose während der ganzen Sporogenese kondensiert. Bei ihren Schwesterkernen, die sich in den jungen Aecidio- und Uredosporen befinden, dekondensiert das Chromatin bald nach der Mitose.
Während das Chromatin eines Kernes kondensiert, vergrößert der andere Kern deutlich sein Volumen (Abb. 64 - 67). In diesem Zustand, ein Kern deutlich gegenüber der Anfangsphase vergrößert, ein

Kern kondensiert, keimt die Basidiospore aus (Abb. 68, Pfeil). Zunehmend ordnet sich das Chromatin in dem unkondensierten Kern in Strängen an (Abb. 69, Pfeil).
Das Cytoplasma wandert in das Sterigma ein. Die Basidiospore selber vakuolisiert. Mit der Cytoplasmaströmung wandert nur der große Kern in das Sterigma ein (Abb. 69). Der kondensierte Kern bleibt dagegen in der Basidiospore zurück (Abb. 70). Er lagert sich an die Basidiosporenzellwand an (Abb. 71).
Das Chromatin des im Sterigma befindlichen Kernes ordnet sich zunehmend in Strängen an (Abb. 72, 73). Diese verlaufen in Längsrichtung (Abb. 73). Ähnlich strukturierte Kerne konnten auch bei der Pykno-, Aecidio- und Uredosporogenese beobachtet werden. Solche Kerne teilen sich unmittelbar darauf.

Aus den Abb. 72 und 73 wird ersichtlich, daß die Chromosomen in dieser Kernphase eine perlschnurartige Struktur besitzen.
Bei Sterigmen, die nicht zur Sekundärsporenbildung kommen, verbleibt der Kern in diesem Zustand.

Wenn jedoch an der Spitze des Sterigmas eine Sekundärspore gebildet worden ist, beginnt sich das Chromatin des Kernes zu kondensieren. Der Kern wandert in die Sekundärspore ein (Abb. 74), wobei seine Chromosomen weiter kondensieren (Abb. 75). Noch bevor die Sekundärspore abgeschleudert wird, führt der Kern eine Mitose durch (Abb. 76). Abgeschleuderte Sekundärsporen sind wie die Basidiosporen zweikernig. Bei ihrer Keimung sind die Kernverhältnisse gleich den entsprechenden Stadien bei der Basidiosporenkeimung.

- *Ausnahmen

Von über 10.000 karyologisch untersuchten Basidiosporen waren vier kurz nach ihrer Abschleuderung vierkernig. Vierkernige Basidiosporen entwickeln vierkernige Such- und Infektionshyphen. Bei der Sekundärsporenbildung kondensiert das Chromatin von drei Kernen. Die drei Kerne bleiben in der Basidiospore zurück, während der vierte Kern in die Sekundärspore einwandert und sich dort teilt. Vierkernige Basidiosporen entwickeln zweikernige Sekundärsporen.

Abb. 61 - 67: Kernstadien in ungekeimten, zur Sekundärsporenbildung determinierten Basidiosporen von Coleosporium tussilaginis. Es wurde die Methode A angewandt.
Maßstab = 5 µm

Abb. 61: Ca. 10 Minuten nach ihrer Freisetzung.

Abb. 62: Ca. 1 Stunde nach Incubation der Basidiospore. Die beiden Kerne nehmen räumlichen Kontakt zueinander auf.

Abb. 63: Das Chromatin eines Kernes kondensiert.

abb. 64: Fortgeschrittenes Kondensationsstadium

Abb. 65: Das Chromatin eines Kernes ist optimal kondensiert.

Abb. 66: Der unkondensierte Kern vergrößert sich.

Abb. 67: Die beiden Kerne sind wieder voneinander getrennt.

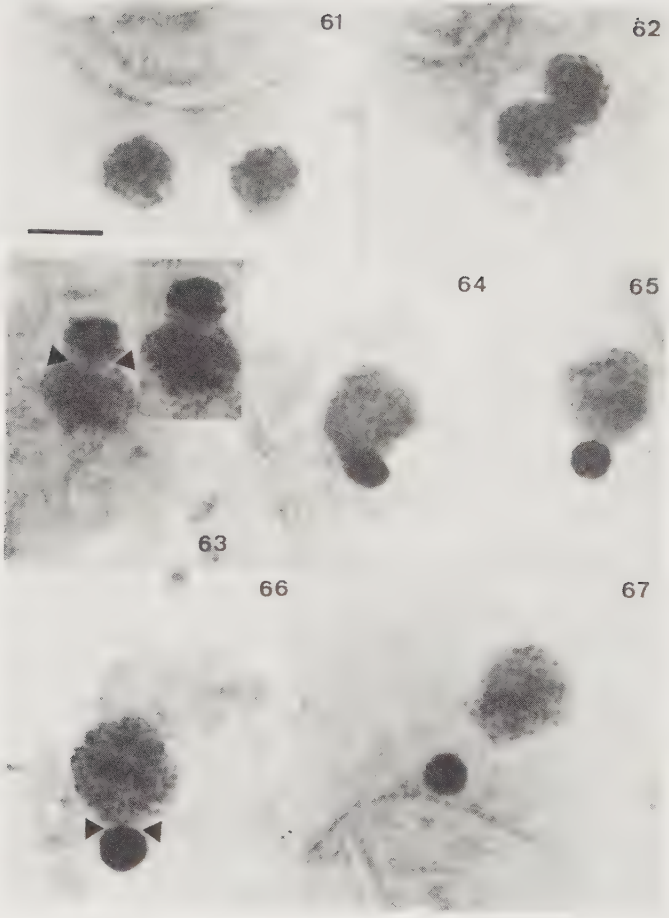

61
62
64
65
63
66
67

Abb. 68 - 76: Kernstadien während der Sterigma- und Sekundärsporenbildung von Coleosporium tussilaginis
Maßstab = 5 µm

Abb. 68: Basidiospore keimt aus. Sie ist mit zwei Kernen, einer davon stark kondensiert, ausgestattet.

Abb. 69: Der große Kern wandert in die Sterigmainitiale ein.

Abb. 70: Der Kern mit dem kondensierten Chromatin bleibt in der vakuolisierten Basidiospore zurück.

Abb. 71: Der Kern mit dem kondensierten Chromatin lagert sich an die Zellwand an.

Abb. 72: Kern im Sterigma

Abb. 73: Kern im Sterigma

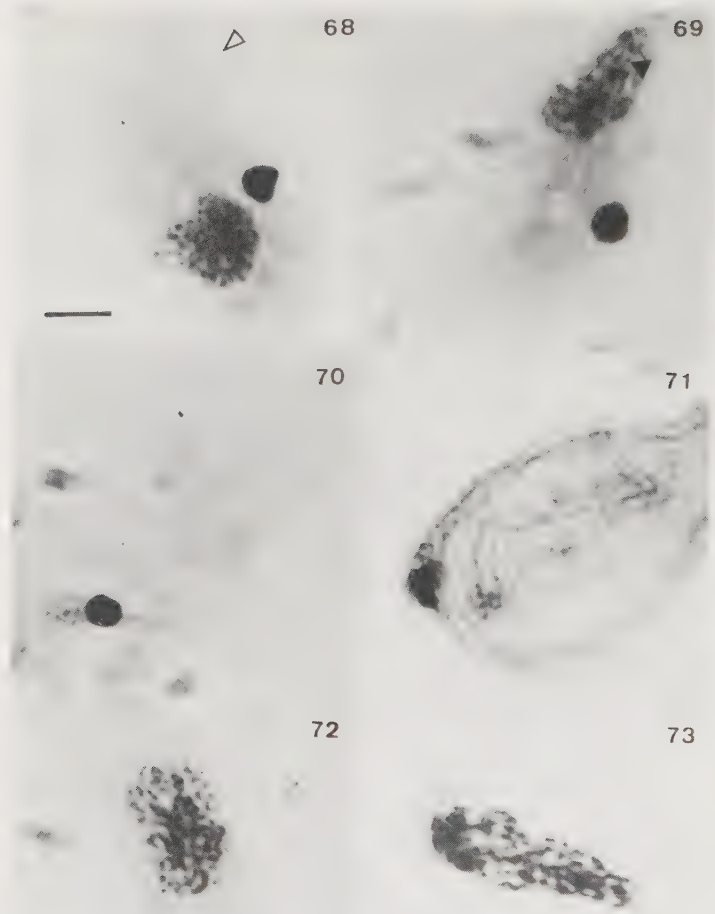

68
69
70
71
72
73

Abb. 74: Kern wandert in die Sekundärsporeninitiale ein.

Abb. 75: In der Initiale kondensiert das Chromatin des Kernes.

Abb. 76: Nachfolgend führt er eine mitotische Teilung durch.

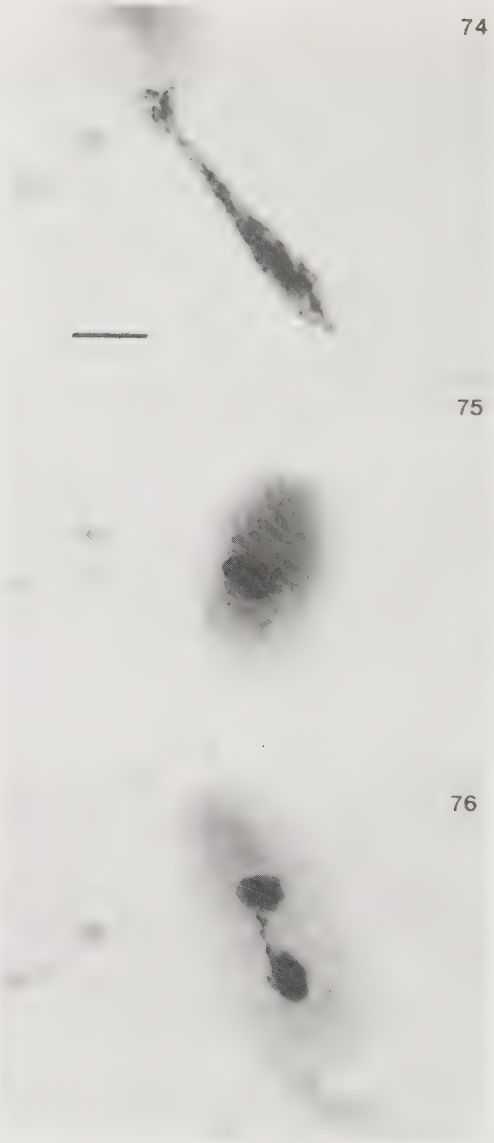
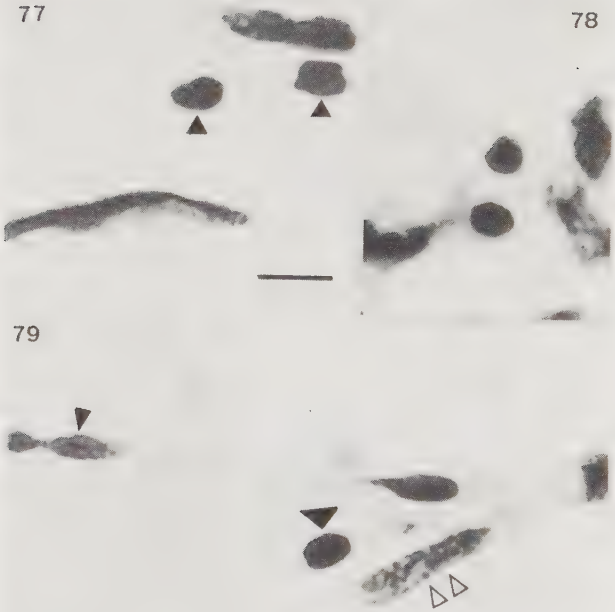

74
75
76

Abb. 77 - 79: Kernstadien während der Pykno- und Uredosporogenese von Coleosporium tussilaginis.
Maßstab = 5 µm

Abb. 77: Postmitotische Kerne in der Pyknophore (Pfeil).

Abb. 78: Kerne in einer Zwischenzelle während der Uredosporogenese.

Abb. 79: Kernstadien während der Pyknosporogenese.

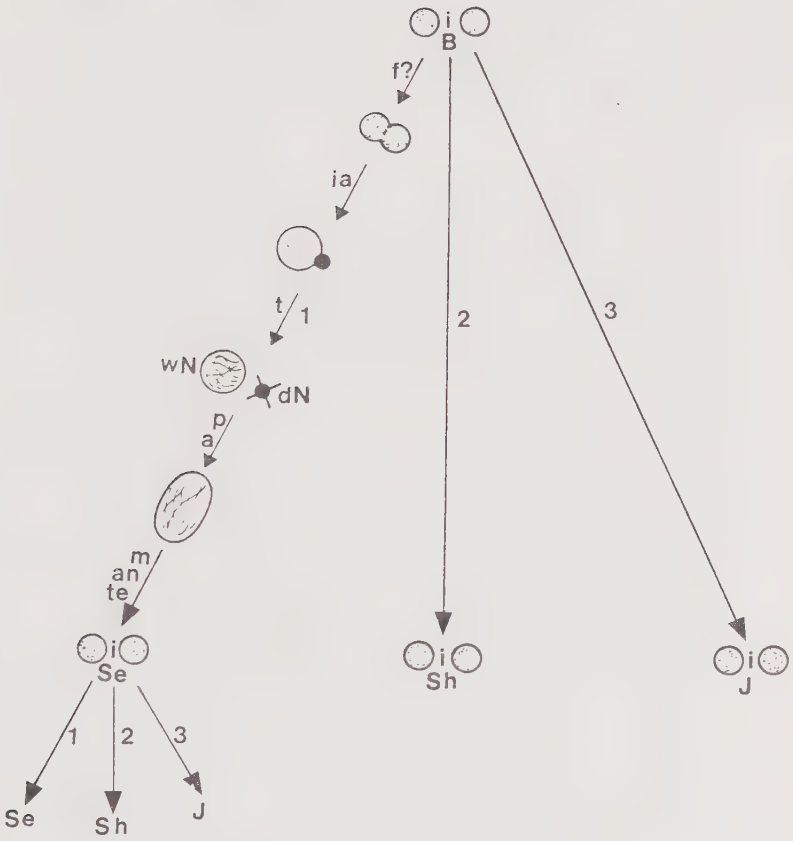

77
78
79

1.1. Zusammenfassung und Erklärungsversuch der unterschiedlichen Kernverhältnisse bei keimenden Basidio- und Sekundärsporen

Die Basidiosporen werden in Abhängigkeit von ihrer Umgebung vor ihrer Auskeimung auf einen Keimungstyp festgelegt.
Von einigen wenigen Ausnahmen abgesehen sind die Basidiosporen kurz nach ihrer Abschleuderung zweikernig. Sofern die Basidiosporen mit Such- oder Infektionshyphen auskeimen, bleibt der zweikernige Zustand erhalten. Bevor die Basidiospore mit einem Sterigma auskeimt, verändern sich die Kernverhältnisse. Die beiden Kerne verbinden sich. Nachfolgend kondensiert das Chromatin eines Kernes. Mit der Anwendung der Methode A konnten die Kerne in diesem Entwicklungszustand nicht getrennt werden. Diese Tatsache, verbunden mit den morphologischen Merkmalen, deuten darauf hin, daß die Kernmembran zwischen den beiden Kernen aufgelöst ist. Dies würde auch erklären, warum das Chromatin des großen Kernes in seiner Form sich der Kondensationsbewegung des anderen Kernes anpaßt. Jedoch sind feinstrukturelle Untersuchungen notwendig, um die Auflösung der Kernmembran zwischen den beiden Kernen sicher nachweisen zu können.
Die Bilder erwecken jedoch den Eindruck, daß das Chromatin der beiden Kerne nicht vermischt wird. Nach der vermuteten Fusion! der beiden Kerne kondensiert das Chromatin eines ursprünglichen Kernes sofort. Ist das Chromatin eines ursprünglich selbständigen Kernes maximal kondensiert, trennen sich die beiden Kerne wieder. Während der kondensierte Kern sich in der weiteren Entwicklung nicht mehr verändert, vergrößert der unkondensierte Kern sein Volumen. In diesem Entwicklungszustand keimt die

Basidiospore aus. Der unkondensierte Kern wandert mit der Cytoplasmaströmung mit, während der kondensierte Kern in der vakuolisierten Basidiospore zurückbleibt. In der Sekundärsporeninitiale teilt sich der wandernde Kern. Bei mehreren Sporengenerationen kann sich dieser Vorgang mehrmals wiederholen. (Schema 8)
Vierkernige Basidiosporen bilden vierkernige Such- und Infektionshyphen aus. Bei der Sekundärsporenbildung kondensiert das Chromatin von drei Kernen. Diese Kerne bleiben bei der Keimung in der Basidiospore zurück. Der vierte Kern wandert in die Sekundärsporeninitiale ein und teilt sich dort.

Bei allen untersuchten Uredinales konnte der gleiche Vorgang beobachtet werden.
Die Kernverhältnisse sind offenbar direkt abhängig von der Art der Keimung und damit von äußeren Einflüssen. Keimen die Basidiosporen mit Suchhyphen oder Infektionshyphen aus, so bleibt der karyologische Ausgangszustand erhalten.
Gänzlich unverständlich ist jedoch das Verhalten der Kerne, wenn die Sporen zur Sekundärsporenbildung festgelegt werden. Über einen komplizierten Mechanismus werden Kerne inaktiviert, so daß ein funktionell haploider und einkerniger Zustand entsteht. Degenerierte Kerne in den Basidiosporen von Rostpilzen wurden von Olive (1942, 1949) und Berliner (1954) beobachtet.
Inaktivierte und degenerierte Kerne besitzen auch die Zwischenzellen, die bei der Aecidio- und Uredosporogenese von Coleosporiumarten entstehen. Die Inaktivierung dieser Kerne verläuft ähnlich wie bei der Sekundärsporenbildung festgestellt (Bauer unpubliziert). Die Zwischenzellen entwickeln sich nach ihrer Abgliederung nicht mehr weiter. Offenbar wird die Möglichkeit, Kerne in einen inaktiven Zustand überzuführen, mehrmals im Entwicklungsgang der Uredinales angewandt.



Schema 8: Karyologische Verhältnisse während der Keimung von Basidiosporen und Sekundärsporen. Nähere Erläuterungen im Text. Vergleiche Schema 2 und 4.

Den inaktivierten Kernen strukturell und größenmäßig vergleichbar sind Kerne, die unmittelbar aus einer Mitose hervorgegangen sind. Daraus läßt sich vermuten, daß bei Kernen in diesem Zustand die DNA noch nicht repliziert ist.
Weitere Untersuchungen sind notwendig, um diesen Mechanismus besser verstehen zu können. Aus den Untersuchungen werden folgende Fragen akut: Ist die vermutete Fusion der Kerne vergleichbar mit der Karyogamie in der Basidie? Ist die Kondensation des Chromatins vergleichbar mit einer mitotischen Kondensation? Wie wird das kondensierte Material aus dem fusionierten Kern ausgestoßen? Werden während der Fusion einzelne Chromosomenabschnitte ausgetauscht?
Der Kern im Sterigma unterscheidet sich morphologisch deutlich von den Kernen in der Suchhyphe und Infektionshyphe. Die Kerne bleiben während der Keimung mit Such- und Infektionshyphen im Volumen unverändert. Das Chromatin bleibt diffus verteilt.
Dagegen vergrößert der Kern bei der Sekundärsporenbildung deutlich sein Volumen. Zunehmend ordnet sich das Chromatin in perlschnurartigen Strängen an. Kerne mit solcher Struktur und Größe sind nicht nur typisch für die Sekundärsporenbildung; sie konnten auch bei der Pyknosporogenese, Aecidiosporogenese und Uredosporogenese festgestellt werden; und zwar dann, wenn nachfolgend eine Kernteilung durchgeführt wird (Bauer 1982). Es ist deshalb anzunehmen, daß solche Kerne sich in der Prophase befinden. Dagegen befinden sich die Kerne in den Suchhyphen und Infektionshyphen in der Interphase. Weitere Untersuchungen sind notwendig, um festzustellen, ob die Volumenzunahme verbunden ist mit der DNA-Replikation.
Die mitotische Kondensation des Chromatins beginnt jedoch erst, wenn an der Spitze des Sterigmas eine

Sekundärspore entsteht. Bei Sterigmen, die in Wasser ohne die Bildung von Sekundärsporen ihre Keimung abbrechen, unterbleibt die Kondensation des Chromatins.

Die Strukturänderungen des Chromatins und die Volumenänderungen des Kernes im Laufe eines Kernzyklus werden unter 3.1. ausführlich diskutiert.

Zusammenfassend läßt sich festhalten:

- Mit Sterigmeninitialen keimende Basidio- und Sekundärsporen sind funktionell einkernig und haploid. Der Kern befindet sich in der Prophase.
- Mit Suchhyphen- und Infektionshyphen keimende Basidio- und Sekundärsporen sind mehrkernig. Die Kerne befinden sich in der Interphase.

Die Basidiosporenkeimung ist ein deutliches Beispiel dafür, wie äußere Einflüsse die Kernverhältnisse beeinflussen und verändern. Die Frage ist, ob die Keimung mit Suchhyphen und Infektionshyphen an den mehrkernigen Kernzustand, die Sterigmenbildung an den einkernigen Zustand gebunden ist. Nachfolgend soll darauf näher eingegangen werden.

2. Basidienzellen

Die Basidienzellen aller untersuchten Arten sind einkernig. Vor ihrer Keimung ist der Kern in Größe und Struktur vergleichbar mit den Kernen in frisch freigesetzten Basidiosporen (Abb. 80 und 81).

- Suchhyphen und Infektionshyphen

Keimt die Basidienzelle mit einer Suchhyphe oder Infektionshyphe aus, so bleibt der einkernige Zustand erhalten. Morphologisch verändert sich der Kern während der Keimung nicht. Er wandert mit der Cytoplasmaströmung in die Keimhyphe ein (Abb. 82). In seiner Größe und Struktur entspricht er den Kernen, die mit Such- oder Infektionshyphen keimende Basidiosporen und Sekundärsporen besitzen (Abb. 58).

- Basidiosporen

Wird die Basidienzelle auf die Schleudersporenbildung festgelegt, vergrößert sich der Kern in der Basidienzelle (Abb. 83). Das Chromatin ordnet sich zunehmend in perlschnurartigen Strängen an (Abb. 83 und 84). Kerngröße und Kernstruktur sind vergleichbar mit den Prophasekernen bei der Basidiosporen- und Sekundärsporenkeimung (Abb. 84 und Abb. 85). Nachdem er in die Basidiosporeninitiale eingewandert ist, teilt er sich mitotisch.

Abb. 80 - 85: Kernstadien bei ungekeimten und gekeimten Basidienzellen und Basidiosporen von Gymnosporangium clavariaeforme.

Abb. 80: Reif phragmentierte Basidie
Maßstab = 5 µm

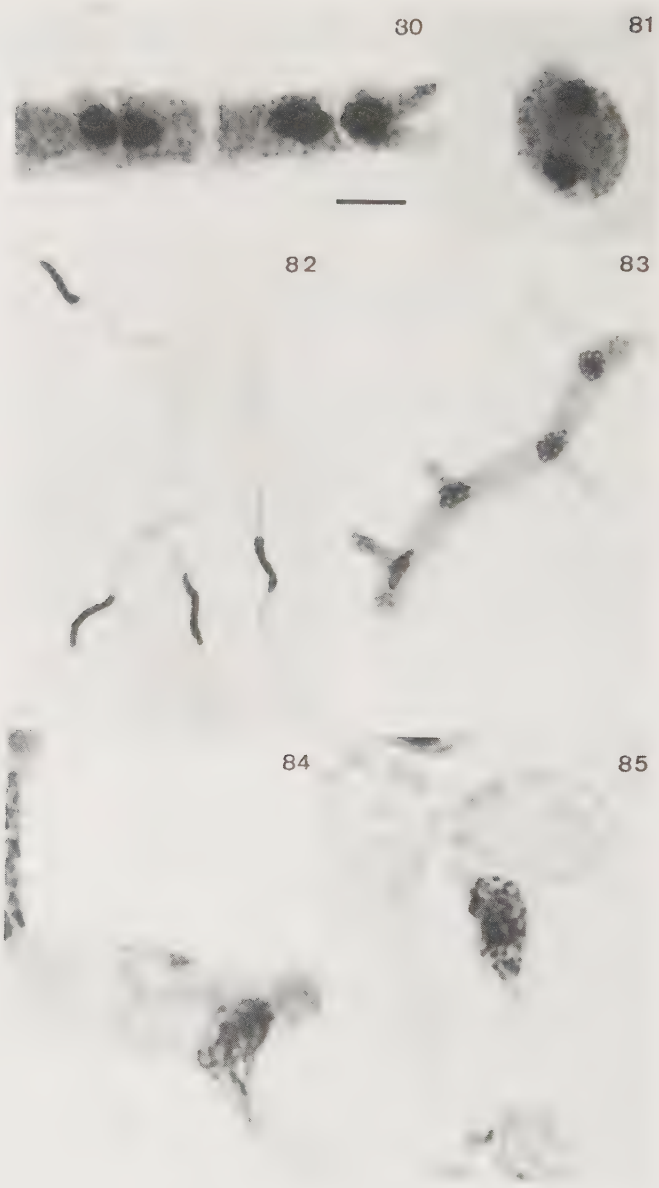
Abb. 81: Abgeschleuderte Basidiospore
Maßstab = 5 µm

Abb. 82: Basidienzellen einer Basidie mit Suchhyphen gekeimt.
Maßstab = 13 µm

Abb. 83: Basidienzellen keimen mit Sterigmen aus.
Maßstab = 13 µm

Abb. 84: Prophasekerne wandern in die Sterigmen ein.
Maßstab = 5 µm

Abb. 85: Prophasekern bei der Basidiosporenkeimung.
Maßstab = 5 µm


80
81
82
83
84
85

3. Zusammenfassung und Diskussion

Sowohl bei der Sterigmenbildung, als auch beim Auskeimen der Basidienzellen mit Suchhyphen und Infektionshyphen bleiben die Keimungsstadien einkernig. Während jedoch der Kern bei der Keimung mit Such- und Infektionshyphen in der Interphase bleibt, geht er bei der Basidiosporenbildung in die Prophase über. In der Basidiosporeninitiale teilt er sich. Abgeschleuderte Basidiosporen sind zweikernig.

- Zahl der Kerne in den Basidiosporen

Nach Littlefield und Heath (1979) sind die Basidiosporen der Uredinales, die an vierzelligen Basidien gebildet werden, einkernige haploide Sporen. Bei einigen Rostpilzen scheint jedoch die Kernzahl in den Basidiosporen nicht stabil zu sein.
So konnten Poirault und Raciborski (1895) bei Coleosporium euphrasiae, Blackman (1904) bei Phragmidium violaceum, Lindfors (1924) bei Puccinia arenariae, Allen (1933) bei Puccinia malvacearum, Mims (1977) bei Gymnosporangium juniperi-virginianae, Metzler (1981 a) bei Gymnosporangium fuscum und Helfer (1981) bei Endophyllum sempervivi auch zweikernige Basidiosporen beobachten.
Nach Peterson (1974) ist dies häufig darauf zurückzuführen, daß die Basidien nicht typisch in 4 Zellen phragmentieren. So können nach Peterson auch zwei zweikernige Basidiosporen pro Basidie oder zwei einkernige und eine zweikernige Basidiospore pro Basidie gebildet werden.
Die vorliegenden Daten dieser Arbeit deuten darauf hin, daß die Basidiosporen der Uredinales, welche an vierzelligen Basidien gebildet werden, zweikernig sind. Im reifen Zustand einkernige Basidiosporen

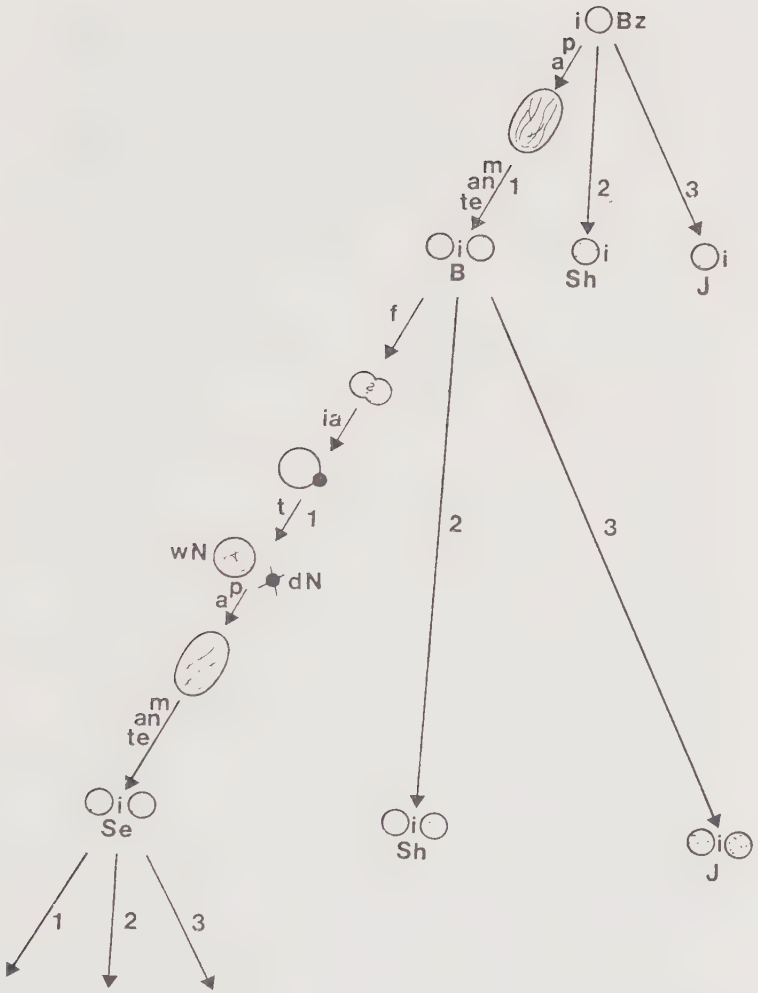
dürften die Uredinales nicht ausbilden. Bei den als einkernig beschriebenen Basidiosporen könnte es sich um unreife Sporen oder schon zur Sekundärsporenbildung festgelegte Sporen handeln. Weitere Möglichkeiten werden unter 5 behandelt.
Die in sehr geringer Anzahl beobachteten vierkernigen Basidiosporen dürften von nicht typisch in vier Zellen phragmentierten Basidien gebildet worden sein (Olive 1949 a, Berliner 1954). Nach Olive und Berliner kann bei dreizelligen Basidien eine Spore vierkernig werden.
Regelmäßig zweizellige Basidien, die zwei vierkernige Basidiosporen bilden, besitzt Puccinia horiana (Kohno et al. 1975). Die meisten Uredinales besitzen vierzellige Basidien (Gäumann 1959). Drei- oder zweizellige Basidien sind bei diesen Arten auf Unregelmäßigkeiten während der Basidienentwicklung zurückzuführen.

Die regelmäßig auftretende nicht vierzellige Basidie bei einigen Arten muß als ein phylogenetisch abgeleitetes Merkmal innerhalb der Uredinales aufgefaßt werden.

- Kernverhältnisse in keimenden Basidienzellen, Basidio- und Sekundärsporen

Es läßt sich feststellen:

- Suchhyphen und Infektionshyphen werden sowohl im einkernigen (Basidienzellen) als auch im zweikernigen Zustand (Basidiosporen, Sekundärsporen) ausdifferenziert. Die Kerne befinden sich in der Interphase.
- Basidio- und Sekundärsporen werden im einkernigen Zustand gebildet. Der Kern geht noch in der Mutterzelle in die Prophase über. In der nachfolgend gebildeten Spore teilt er sich (Schema 9).



Schema 9: Karyologische Verhältnisse während der Keimung von Basidienzellen, Basidiosporen und Sekundärsporen. Nähere Erläuterungen im Text. Vergleiche Schema 2 und 5.

- In Teil A konnte gezeigt werden, daß die Art der Keimung bei Basidienzellen, Basidiosporen und Sekundärsporen abhängig ist von der Umgebung. Damit wird deutlich, daß die Kerne in ihrem Zyklus direkt von äußeren Einflüssen abhängig sind. Es ist mir kein anderes Beispiel innerhalb der Basidiomyceten bekannt, wo dies so deutlich zum Ausdruck kommt.

Die vorliegenden Daten lassen den Schluß zu, daß bestimmte Differenzierungen an bestimmte Kernphasen gebunden sind. Es ist wohl trivial, daß um komplexe Differenzierungsmechanismen erklären zu können, das Verständnis der Kernzyklen notwendige Voraussetzung ist.

Stebbins (1965) konnte feststellen, daß das Zellmuster in der Blattepidermis der Gerste von der Kernzyklusdauer abhängig ist. Die Aktivität von Immunoglobulingenen kann bei Säugern nur in der G2-Phase wirksam werden (Buell et al. 1971). Beziehungen zwischen Mitose-Zyklus und Differenzierung werden bei Tieren und grünen Pflanzen von Nagel (1977) eingehend behandelt. Bei Basidiomyceten liegen darüber jedoch nur wenige Daten vor.

Meine Ergebnisse zeigen, daß der Kernzyklus mit den Differenzierungen eng verknüpft ist. So ist offensichtlich die Kernzahl bei der Ausdifferenzierung von Such- und Infektionshyphen nicht maßgebend, wohl aber eine bestimmte Phase im Kernzyklus. Bei der Ausdifferenzierung dieser Strukturen bleiben die Kerne in der Interphase. Der jeweilige karyologische Ausgangszustand bleibt unverändert; einkernig bei den einkernigen Basidienzellen, zweikernig bei den zweikernigen Basidio- und Sekundärsporen und vierkernig bei den vierkernigen Basidiosporen.

Dagegen ist die Sterigmenbildung nur möglich, wenn sich der Kern in der Mitosephase befindet.

Die nachfolgend gebildeten Schleudersporen werden dadurch zwangsläufig zweikernig. Erstaunlich ist jedoch, daß bei erneuter Schleudersporenbildung vorher ein Kern inaktiviert wird und schließlich degeneriert. Dies scheint eine "sinnlose Verschleuderung" genetischen Materials zu sein. Betrachtet man jedoch die Schleudersporenbildung in Beziehung zur Mitosephase, so wird deutlich, daß die Inaktivierung eines Kernes eine "sinnvolle", ja lebensnotwendige Einrichtung ist. So würde z. B. bei einer viermaligen Schleudersporenwiederholung die Kernzahl auf 32 Kerne ansteigen, was schon aus Platzgründen nicht möglich wäre. Durch die jeweilige Reduktion auf den funktionell einkernigen Zustand müssen bei viermaliger Schleudersporenwiederholung dagegen nur 6 Kerne gebildet werden und die Kernzahl in den Sekundärsporen ist konstant zwei.

Die Frage ist allerdings, warum die Schleudersporen unter Mitose gebildet werden, obwohl die Zellanzahl nicht vermehrt wird. Die eigentliche Kernteilung findet ja in der Tochterzelle statt, während die Mutterzelle degeneriert. Die Tochterspore hat dadurch die doppelte Kernzahl ihrer Mutterzelle. In diesem Zusammenhang ist auch zu sehen, daß bei erneuter Schleudersporenbildung die Kernzahl reduziert werden muß und damit genetisches Material "verschleudert" wird. Die Verknüpfung von Schleudersporenbildung und Mitose scheint wenig sinnvoll und nicht notwendig zu sein, weil

- sie bei erneuter Schleudersporenbildung die Reduktion der Kernanzahl zur Folge hat.
- Infektionshyphen auch im monokaryotischen Zustand gebildet werden können. Zudem ist das sich aus den Infektionshyphen entwickelnde parasitäre Mycel bei den untersuchten Arten (Bauer 1982) wie auch bei den meisten anderen Rostpilzen (Littlefield und Heath 1979) einkernig und haploid.

Im folgenden soll versucht werden, eine Erklärung für dieses merkwürdige Kernverhalten zu finden.

Oberwinkler (1977) vermutet nach vergleichenden morphologischen und ontogenetischen Daten, daß sich phylogenetisch aus Hefen Schleuderhefen entwickelt haben. So sind beide Wuchsformen im Einzellerstadium möglich. Das Kernverhalten bei der Schleudersporenbildung der untersuchten Arten zeigt erstaunliche Parallelen zum Kernverhalten bei der Basidiohefeknospung (McCully und Robinow 1972 a, b). So werden sowohl Hefezellen als auch Schleudersporen im monokaryotischen Zustand unter Mitose gebildet. Der Mitosekern wandert bei der Hefeknospung in die Tochterzelle ein und teilt sich dort. Ein Nachfolgekern wandert in die Mutterzelle zurück. Auch bei der Schleudersporenbildung wandert der Mitosekern in die Tochterzelle ein und teilt sich dort. Im Gegensatz zur Hefeknospung ist jedoch in diesem Entwicklungszustand die Mutterzelle als auch das Sterigma vakuolisiert. Das Cytoplasma der Mutterzelle befindet sich in der Tochterzelle. Im Vergleich zur Hefeknospung dürfte es unmöglich sein, daß ein Kern in die Mutterzelle zurückwandert. Die Schleudersporen werden deshalb im Gegensatz zu den Hefezellen zwangsläufig zweikernig. Bei wiederholter Schleudersporenbildung muß deshalb ein Kern jeweils inaktiviert werden.

Das Kernverhalten läßt den Schluß zu, daß sich phylogenetisch die Schleudersporenbildung aus der Hefeknospung entwickelt hat. Hefezellen könnten dazu übergegangen sein, ihre Tochterzellen an Keimschläuchen zu entwickeln, um so ungünstigen Bedingungen zu entfliehen. Die Mutterzelle selber vakuolisiert dabei. Eine Vermehrung der Zellen ist nicht mehr möglich. Ein Kern konnte nicht mehr in die Mutterzelle zurückwandern. Vielleicht war die Wanderung des Kernes bei der Basidiohefeknospung, die nach

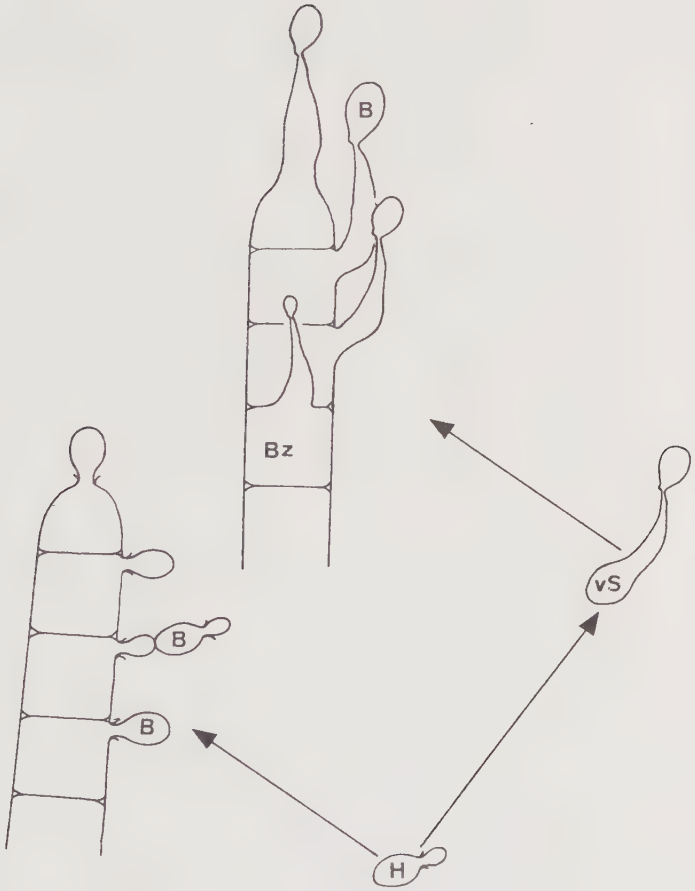
McCully und Robinow (1972 a, b) bei der Ascomycetenhefeknospung nicht beobachtet werden kann, notwendige Voraussetzung für die phylogenetische Entwicklung von Schleudersporen.
Inwieweit andere Heterobasidiomyceten ein den untersuchten Arten ähnliches Kernverhalten besitzen, müssen weitere Untersuchungen zeigen. McLaughlin (1981) konnte bei Auricualaria fuscosuccinea ein ähnliches Verhalten feststellen. Auch bei Uredinella findet nach Couch (1937) bei der Basidio- und Sekundärsporenbildung jeweils eine Mitose statt.

Die karyologischen Daten unterstützen die im Teil A gewonnenen Erkenntnisse. Es läßt sich festhalten:

- Basidio- und Sekundärsporen sind Mitosporen. Da die Mitose bei der Ausdifferenzierung von Such- und Infektionshyphen gänzlich unterbleibt und andererseits bei der Sekundärsporenbildung mehrfach wiederholbar ist, kann die Mitose in der Basidiospore nicht in Zusammenhang mit der Meiose gebracht werden (Postmeiotische Mitose). Sie ist von äußeren Einflüssen abhängig. Damit wird auch von der karyologischen Seite deutlich, daß die Basidiosporen keine Meiosporen sind. Die Basidienzellen keimen vegetativ aus.
- Die vorliegenden Daten lassen den Schluß zu, daß sich die Schleudersporenbildung aus der Hefeknospung entwickelt hat. In Abhängigkeit von dieser Entwicklung dürften die Basidienzellen in ihrer Keimung ebenfalls von der Hefeknospung zur Schleudersporenbildung übergegangen sein. Aus Metabasidien, wie sie rezent etwa von Ustilago maydis gebildet werden, entstanden damit im Laufe der Evolution Basidien, wie sie die Uredinales heute noch besitzen. Vielleicht gibt es unter den Ustilaginales noch Arten, deren

Basidiosporenbildung eine vermittelnde Stellung zwischen einer Hefeknospung und einer Schleudersporenbildung einnimmt.
Die Basidien von Ustilago maydis dürften damit einen phylogenetisch sehr ursprünglichen Typ repräsentieren, von dem die Basidien der Uredinales durchaus abgeleitet werden können. Offenbar haben Pilze wie Ustilago maydis die Organisationsstufe "Schleuderspore" nicht erreicht (Schema 10).

Keimende Basidiosporen können die Sekundärsporenbildung abbrechen und mit Such- oder Infektionshyphen weiterwachsen, sofern während der Keimung günstigere Bedingungen auftreten (Teil A). In den obigen Ausführungen konnte gezeigt werden, daß Sekundärsporen von Mitosekernen, Such- und Infektionshyphen von Interphasekernen ausdifferenziert werden. Wie verhalten sich aber die Prophasekerne, wenn nachträglich von der Sekundärsporenbildung auf die Ausdifferenzierung von Such- oder Infektionshyphen umgeschaltet wird? Nachfolgend soll darauf näher eingegangen werden. Um den komplexen Vorgang besser zu verstehen, werden vorher die Kernteilungen näher untersucht.



Schema 10: Phylogenetische Entwicklung der Phragmobasidien in Abhängigkeit von der phylogenetischen Entwicklung im veg. Ontogenieabschnitt.

4. Kernzyklus und Kernteilung

4.1. Kernzyklus und mitotische Kernteilung bei der Sekundärsporenbildung von Coleosporium tussilaginis und Gymnosporangium clavariaeforme

Gegenüber den Interphasekernen in den Basidiosporen (Abb. 55 a, 56, 86, 87) sind die Prophasekerne in den Sterigmen um ein Vielfaches vergrößert (Abb. 72, 73, 88, 89). Diese Vergrößerung ist nicht nur mit der Verdoppelung des genetischen Materials erklärbar. Das Chromatin lockert sich während der Vergrößerung des Kernes auf und ordnet sich in perlschnurartigen Strängen an (Abb. 72, 73, 88, 89). Während die Interphasekerne in der Basidiospore eine kugelige Gestalt besitzen, sind die Kerne in der Prophase lang-ellipsoidisch. Die perlschnurartigen Stränge verlaufen bevorzugt in Längsrichtung.
Wenn der Kern sich noch im Sterigma befindet, beginnen sich die Chromosomen zu kondensieren. Die Kondensationsphase wird fortgesetzt, wenn der Kern in die Sporeninitiale eingewandert ist (Abb. 90, 91).
Während der Kondensation sind die Chromosomen in ihrer Morphologie und Organisation nicht erkennbar. Das Chromatin wird bei der Giemsa-Färbung strukturlos dunkel gefärbt. Als erstes Anzeichen einer anaphasischen Trennung des Chromatins tritt eine längsgerichtete Kluft im Chromatin auf, die parallel zur Spindelachse verläuft. Auch in späteren Mitosestadien ist diese Kluft noch zu beobachten (Abb. 92, 93).
Mit Beginn der anaphasischen Trennung werden Chromatinstränge sichtbar (Abb. 92, 93). Diese sind parallel zur Spindelachse angeordnet. Durch die Kluft im Chromatin erwecken solche Stadien oft den Anschein, daß 2 parallele Chromosomenreihen bzw. Chromatidenreihen vorhanden sind. Diese als

"two track Configuration" bezeichnete Anordnung des Chromatins in der Anaphase (Day 1972) kann sowohl bei Ascomyceten (Robinow und Caten 1969), als auch bei den Uredinales (MaClean et al. 1974) und anderen Basidiomyceten (Mc Claren 1967, Setliff et al. 1974) beobachtet werden. Nach Day (1972) enthalten über 80 % der veröffentlichen Arbeiten über Mitosen und Meiosen bei Ascomyceten, Basidiomyceten und Deuteromyceten Abbildungen mit "two track" Figuren.

Bei der Durchsicht zahlreicher Präparate konnte jedoch festgestellt werden, daß das Chromatin nicht in zwei Teile gespalten ist. Vielmehr entsteht im Kern vor Beginn der Anaphase ein chromatinfreier Raum, wobei das Chromatin an die Peripherie des Kernes zu liegen kommt. Eine Metaphasenplatte wird nicht ausgebildet. An ihrer Stelle tritt eine hohlzylindrische Struktur auf, die aus mehreren parallel zur Spindelachse verlaufenden Strängen aufgebaut ist. Der Hohlraum im Kern dürfte von der Spindel ausgefüllt sein.
Die Aufsicht auf diese räumliche Figur erweckt den Anschein, daß das Chromatin in zwei Teile gespalten ist.

Die Chromatinstränge können durchaus als Chromosomen angesprochen werden. In der Anaphase wird jeder Strang in der nachfolgend geschilderten Weise auf die beiden Tochterkerne verteilt. Erstaunlich ist, daß sich die Chromosomen bei der anaphasischen Trennung erst verlängern, bevor die Chromatiden eines Chromosoms getrennt werden. Die beiden Chromatiden eines Chromosoms bleiben auch dann noch in Verbindung miteinander, wenn sie zu den Polen gezogen werden. Die endgültige Trennung vollzieht sich erst in fortgeschrittenen Anaphasestadien. Dabei fällt auf, daß sich die Chromatiden bei verschiedenen Chromosomen zu unterschiedlichen Zeitpunkten trennen. In Abb. 94 sind

die Chromatiden eines Chromosoms noch nicht restlos getrennt, während die Chromatiden zweier weiterer Chromosomen voneinander getrennt sind (Pfeile). In Abbildung 96 und 97 verläuft die Spindelachse nicht parallel zur Objektträgeroberfläche. In Abbildung 96 sind die Chromatiden eines Chromosoms noch in Verbindung zueinander, während weitere Chromatiden von ihren Partnern getrennt sind (Pfeile). Ein ähnliches Mitosestadium zeigt die Abbildung 97.

Bei der Untersuchung zahlreicher Teilungsfiguren konnten bei Coleosporium tussilaginis bis zu 6, bei Gymnosporangium clavariaeforme bis zu 8 Chromosomen festgestellt werden. In der Telophase ist das Chromatin noch kondensiert (Abb. 76). Beim Übergang zur Interphase lockert es sich auf. Während der Anaphase konnte eine Elongationsbewegung des Chromatins beobachtet werden.

Abb. 86 - 87: Interphasekerne in der Basidiospore
Maßstab = 5 µm

Abb. 86: Coleosporium tussilaginis

Abb. 87: Gymnosporangium clavariaeforme

Abb. 88 - 97: Mitosekerne
Maßstab = 5 µm

Abb. 88: Coleosporium tussilaginis
Prophasekern im Sterigma

Abb. 89: Gymnosporangium clavariaeforme
Prophasekern im Sterigma

Abb. 90: Coleosporium tussilaginis
Metaphasekern in der Sekundärspore

Abb. 91: Gymnosporangium clavariaeforme
Metaphasekern in der Sekundärspore

Abb. 92: Coleosporium tussilaginis
Kern in der Anaphase

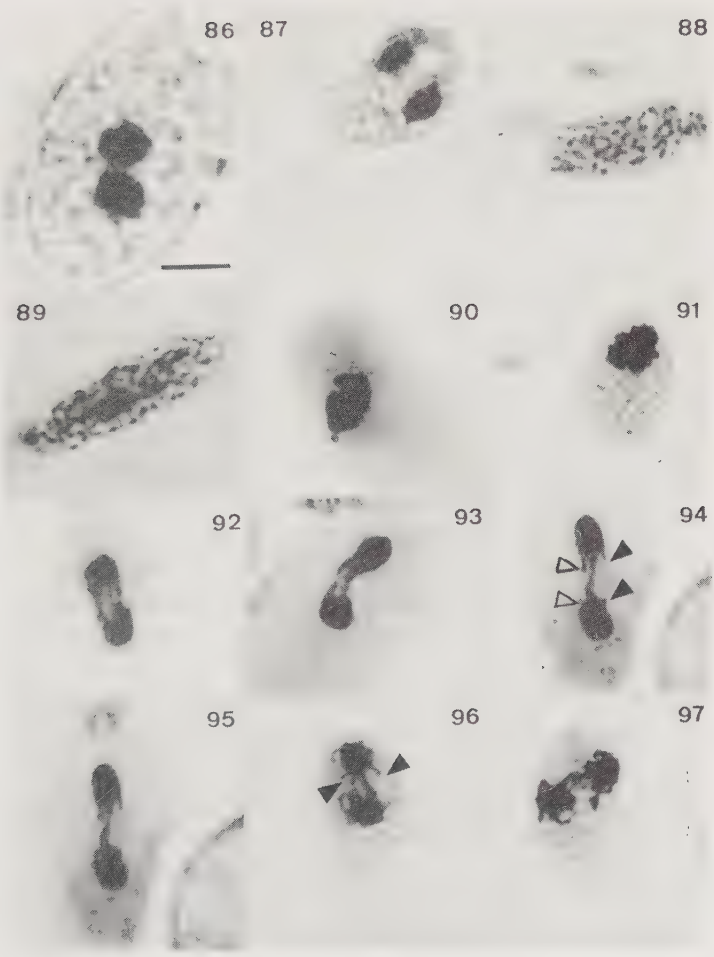
Abb. 93: Coleosporium tussilaginis
Kern in der Anaphase

Abb. 94: Coleosporium tussilaginis
Fortgeschrittenes Anaphasestadium

Abb. 95: Gleicher Kern wie in Abb. 92, Tiefenschärfe verändert.

Abb. 96: Gymnosporangium clavariaeforme
Schräge Aufsicht auf eine anaphasische Teilungsfigur

Abb. 97: Gymnosporangium clavariaeforme
Schräge Aufsicht auf eine anaphasische
Teilungsfigur


86
87
88
89
90
91
92
93
94
95
96
97

4.2. Die meiotische Kernteilung bei Gymnosporangium clavariaeforme

In den Teleutosporen findet die Karyogamie statt. Paarungsstadien der homologen Chromosomen im fusionierten Kern konnten nicht beobachtet werden (Abb. 98). Bei Gymnosporangiumarten konnte Mims (1977) feststellen, daß der synaptonemale Komplex schon vorhanden ist, wenn der Kern in die Metabasidie einwandert.
Mit Beginn der Teleutosporenkeimung vergrößert der diploide Kern sein Volumen. Das Chromatin lockert sich auf. In diesem Zustand wandert der Kern in die Basidie ein, wo er sich weiter vergrößert. Perlschnurartige Strukturen werden erkennbar (Abb. 99). Nachfolgend kondensieren die Chromosomen (Abb. 100). Morphologie und Organisation der Chromosomen ist in dieser Phase nicht mehr erkennbar.
Genau wie in der Mitose tritt bei Beobachtung der Kerne in der optischen Ebene als erstes Anzeichen einer anaphasischen Trennung eine längsgerichtete Kluft im Chromatin auf, die parallel zur Spindelachse verläuft und bis zur späteren Anaphase erhalten bleibt (Abb. 103). Aufgrund der Analyse zahlreicher Teilungsfiguren bei verschiedener Fokusierung konnte - wie bei der Mitose - festgestellt werden, daß das Chromatin nicht gespalten ist, sondern daß im Zentrum des Kernes zwischen den beiden Polen ein chromatinfreier Raum existiert, an dessen Außenseite die Bivalente liegen. Eine Metaphaseplatte wird nicht ausgebildet. An ihrer Stelle tritt eine hohlzylindrische Struktur auf, die aus mehreren parallel zur Spindelachse stehenden Bivalenten aufgebaut ist. Die "two track" Configuration dürfte eine optische Täuschung sein, die dadurch hervorgerufen wird, daß der Hohlraum kein Chromatin enthält. Besonders deutlich wird

dies nach Anwendung der Methode A. In Abbildung 101 ist eine Metaphase zu sehen. In dieser Abbildung sind die Bivalente zum Teil individuell erkennbar, wobei sie parallel zur Längsrichtung der Basidie (Pfeile) und damit parallel zur Spindelachse orientiert sind.

Bemerkenswert ist jedoch, daß die Bivalente zwar deutlich parallel zur Spindelachse orientiert sind, aber unterschiedliche Abstände zu den Polen besitzen. Überdies läßt sich beobachten, daß die Bivalente in der Anaphase I häufig asynchron getrennt werden, was in der Abbildung 102 zu sehen ist. Abb. 102 zeigt ein Anaphase-Stadium. Mehrere Chromosomen bewegen sich zu den Spindelpolen (Pfeile) hin. Die Chromosomen sind noch nicht an den Spindelpolkörperchen inseriert. An ihrer Spitze sind keine Schleifen sichtbar.

Wie bei der Mitose die Chromatiden, bleiben bei der Meiose die sich trennenden Chromosomen lange Zeit verbunden. Die endgültige Trennung vollzieht sich nicht synchron.

Nach der Meiose I enthält die Basidie 2 Kerne mit kondensiertem Chromatin (Abb. 104).

Charakteristisch für die Meiose II ist, daß die Kerne nicht die typische Struktur von Mitoseprophasekernen annehmen. Ihr Chromatin bleibt kondensiert. Offenbar gehen sie nach der Telophase I sofort in die Metaphase II über. Ansonsten gleicht die Meiose II einer normalen Mitose (Abb. 105). Beide Kerne teilen sich synchron, so daß die Basidie nach der Meiose vier haploide Kerne besitzt.

Sowohl bei der Anaphase der Meiose I wie auch bei der Anaphase der Meiose II konnte eine Elongationsbewegung des Chromatins beobachtet werden.

Abb. 98 - 105: Meiosestadien bei Gymnosporangium cl.

Abb. 98: Diploide Kerne in der Teleutospore.
Maßstab = 13 µ

Abb. 99: Prophasekern in der Basidie
Maßstab = 5 µ

Abb. 100: Beginnende Kondensation der Bivalente
Maßstab = 5 µ

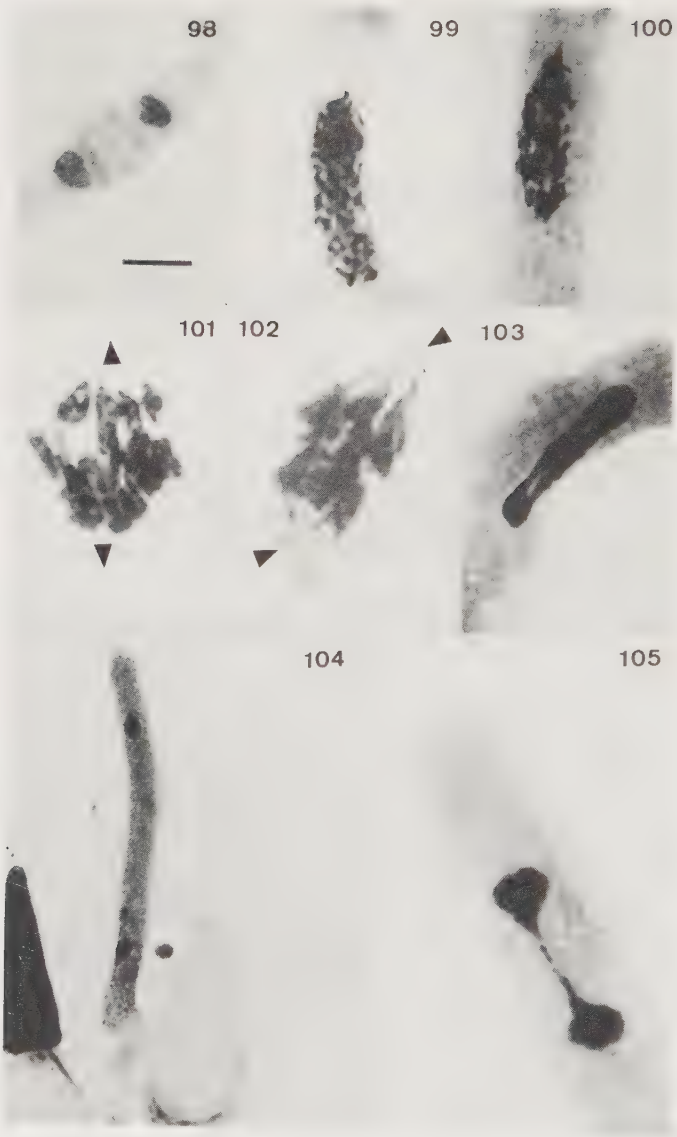
Abb. 101: Metaphase (Methode A)
Maßstab = 5 µ

Abb. 102: Anaphase (Methode A), Pfeile weisen auf die Spindelkörperchen.
Maßstab = 5 µ

Abb. 103: "two track" Configuration in der Anaphase
Maßstab = 5 µm

Abb. 104: Kerne nach der Meiose I
Maßstab = 13 µ

Abb. 105: Meiose II, nur einer der zwei Kerne aus Meiose I ist im Bild dargestellt
Maßstab = 5 µ


98
99
100
101
102
103
104
105

4.3. Zusammenfassung und Diskussion

- Volumenänderung und Strukturänderung des Chromatins in Abhängigkeit von der Kernphase beim Mitosezyklus

Während der Kern einen Zyklus durchläuft, verändert sich auffällig seine Größe und die Struktur seines Chromatins. In der Prophase ist er am größten, kurz nach der Mitose am kleinsten. Sein Chromatin ist in der Prophase aufgelockert, kurz nach der Mitose sehr stark kondensiert. Die Volumenänderung ist nicht nur mit der jeweiligen Verdoppelung des genetischen Materials erklärbar. So sind Prophasekerne um ein Vielfaches größer als Interphasekerne.

Savile (1939) stellte als erster fest, daß die Kerne eines Rostpilzes nicht überall im Thallus gleich groß sind.
Weitere Untersuchungen ergaben ähnliche Resultate. So besitzen die Phyknosporen äußerst kleine Kerne mit hoch kondensiertem Chromatin (Mims et al. 1976, Rijkenberg und Truter 1974, Bauer 1980, 1981, Metzler 1980, 1981 b, Helfer 1981), während die Aecidio- und Uredosporen große Kerne mit aufgelockertem Chromatin besitzen (Heath und Heath 1978, Bauer 1980).
Die Kerne in den Zwischenzellen bei der Aecidio- und Uredosporogenese von Coleosporium tussilaginis sind äußerst klein und ihr Chromatin hoch kondensiert. Auch bei der Sekundärsporenbildung entstehen kleine Kerne mit kondensiertem Chromatin.
Im vegetativen Mycel bei gleichem Material konnten ebenfalls Kerne mit unterschiedlich kondensiertem Chromatin festgestellt werden (Heath und Heath 1978).

Nach den Erkenntnissen dieser Arbeit dürfte das Auftreten von unterschiedlich großen Kernen mit

unterschiedlich kondensiertem Chromatin zurückzuführen sein, daß

- sich die Kerne in verschiedenen Kernphasen befinden. So ist etwa der Pyknosporenkern bei Coleosporium tussilaginis noch postmitotisch kondensiert, während der Schwesterkern in der Pyknophore sehr schnell in eine weitere Mitose übergeht.
- Rostpilze Kerne inaktivieren können.

- Mitose und Meiose

Pilzkerne sind relativ klein und substanzarm. Einzelheiten der Kernteilung lassen sich mit lichtoptischen Mitteln nur schwer erfassen. In den letzten 15 Jahren wurden deshalb meist elektronenoptische Methoden angewandt, um Kernteilungsstadien zu untersuchen.

Anhand dieser Untersuchungen konnten einige wichtige Erkenntnisse gewonnen werden. So konnte die Feinstruktur des NAO (= nuclear associated organelle) und seine Funktion als SPB (= spindle pole body) bzw. MTOC (= microtubule organizing centre) bei vielen Asco- und Basidiomyceten aufgeklärt werden. Die Literatur darüber ist inzwischen sehr umfangreich. Stellvertretend sollen einige Arbeiten genannt werden: Ustilaginales (Poon und Day 1976 b), Auriculariales (McLaughlin 1980), Uredinales (Heath und Heath 1976), Homobasidiomycetes (Thielke 1974, 1978), Ascomycetes (Ashton und Moens 1979).

Mitose und Meiose verlaufen bei Basidiomyceten intranucleär (Heath und Heath 1976, Thielke 1973, 1975, 1976, 1978). Andere Befunde (Franke 1974) sind nach Thielke (1978) auf Artefakte zurückzuführen.

Die Teilungsspindel ist bei den darauf untersuchten Uredinales kompakt aus vielen von Pol zu Pol führenden

Mikrotubuli aufgebaut. Nur die Randmikrotubuli sind chromosomal (Harder 1976, Heath und Heath 1976). Ähnlich strukturierte Spindeln konnte Thielke (1978) bei Homobasidiomyceten beobachten. Auf das Auftreten von kompakten Spindeln dürfte zurückzuführen sein, daß bei den untersuchten Mitosen und Meiosen die Chromosomen bzw. Bivalente keine Metaphaseplatten, sondern eine hohlzylindrische Struktur ausbilden. Die Chromosomen bzw. Bivalente werden von der sich bildenden Spindel an die Peripherie des Kernes gedrückt.

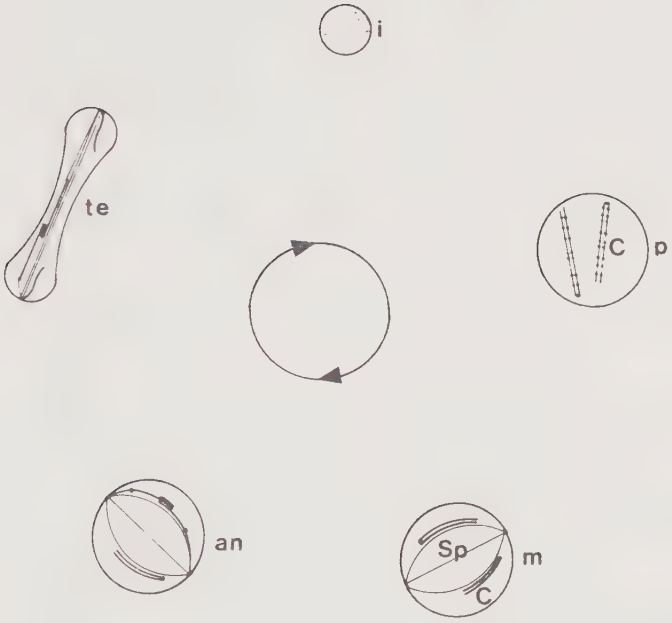
Trotz der elektronenmikroskopischen Untersuchungen ist es unklar, wie und in welcher Form das chromosomale Material verteilt wird. Bei einzelnen Gruppen von pilzähnlichen Organismen können dabei Unterschiede auftreten (Fuller 1976, Heath 1980).

Bei Asco- und Basidiomyceten wird vielfach das Modell vom "two track type" diskutiert, bei dem zwei Chromatinketten bzw. Sammelchromosomen voneinander getrennt werden (Aist und Wilson 1967, Mc Claren 1969, Aist und Williams 1972, Day 1972, MaClean et al. 1974, Setliff et al. 1974, Harder 1976, Thielke 1978, Thielke 1982).

Die "two track" Anordnung der Chromosomen kann nach Day (1972) bei den meisten Asco- und Basidiomyceten beobachtet werden.

Nach den vorliegenden Daten dieser Arbeit sind bei den untersuchten Arten die Chromosomen während der Mitose und Meiose nicht kettenförmig zu Sammelchromosomen organisiert. Sie liegen einzeln zerstreut außerhalb der Spindel an der Peripherie des Kernes, wo sie sich parallel zur Spindelachse anordnen. Die anaphasische Trennung erfolgt asynchron. Heath und Heath (1976) kommen nach Auswertung von Serienschnitten bei Uromyces phaseoli var. vignae auf ähnliche Ergebnisse.

In der Anaphase verlängern sich die Chromosomen bzw. Bivalente. Die homologen Partner bleiben lange Zeit noch verbunden. Dies deutet darauf hin, daß sie entweder aneinander vorbeigleiten oder von einem Ende ausgehend sich entrollen.
Nach Heath und Heath (1976) und Harder (1976) ist das Chromatin in späten Kernteilungsstadien an den Polen inseriert. Besonders die Abb. 102 macht deutlich, daß die Chromatiden bzw. Chromosomen in der frühen Anaphase noch keineswegs an den Polen inseriert sind. Daraus kann geschlossen werden, daß neben der Elongation der Zentralspindel sich die kinetochoralen Mikrotubuli in der Anaphase verkürzen.
Die Spitzen der sich trennenden Chromosomen bzw. Chromatiden sind nicht geschleift. Wie Robinow und Caten (1969) bei ihrem Modell, das sie aus Untersuchungen am Aspergillus entwickelt haben, gehe ich deshalb in Schema 11 ebenfalls von telozentrischen Chromosomen aus, was jedoch nicht sicher nachgewiesen werden konnte.



Schema 11: Mitose bzw. 1. meiotische Teilung (nach der 1. Reduktionsteilung fällt jedoch sowohl die Interphase als auch die Prophase aus). Nähere Erläuterungen im Text.

5. Außergewöhnliche Kernzyklen

Keimende Basidiosporen brechen die Sekundärsporenbildung ab, sofern die Keimungsstadien mit Wasser überschichtet werden. Erneut wird ein dicker Keimschlauch (Sterigma) gebildet (Teil A).
Befindet sich der Kern zum Zeitpunkt der Überschichtung in der Prophase (Abb. 72, 73, 88, 89), so bleibt er bei erneutem Auskeimen mit einem Sterigma in dieser Phase. Befindet er sich jedoch zu diesem Zeitpunkt in der Sporeninitiale in einem fortgeschrittenen Mitosestadium (Metaphase-Abb. 90, 91), so kommt es bereits am Beginn der Anaphase zum Abbruch der Mitose. Die Chromatinportionen, welche für die beiden Tochterkerne bestimmt waren, dürften sich zunächst nicht vollständig voneinander trennen. Damit fällt die Telophase aus.
Während nun eine Chromatinhälfte kondensiert bleibt, dekondensiert das Chromatin der anderen Hälfte. Die Chromatiden des dekondensierten Teiles sind jedoch weiterhin noch mit ihren Partnern verbunden (Abb. 106, Pfeile). Sie laufen zentrisch auf den kondensierten Teil zu. In diesem Zustand ist ihre Anzahl sehr leicht festzustellen. Bei Coleosporium tussilaginis konnten konstant 6 Chromosomen gezählt werden (Abb. 106).
An dieser Stelle sei wiederholt, wie der karyologische Vorgang normalerweise verlaufen wäre. Nach der Mitose würden zwei Kerne vorhanden sein, die bei erneuter Sekundärsporenbildung miteinander

fusionieren, wobei das Chromatin eines ursprünglichen Kernes dekondensiert und schließlich inaktiviert wird.
Offensichtlich kann durch den Abbruch der Mitose in der Anaphase dieser ganze Vorgang übersprungen werden. Es wird verhindert, daß zwei Kerne entstehen, die nachfolgend wieder miteinander fusionieren müssen. Beim Abbruch der Mitose sind beide Chromatinhälften kondensiert. Um zu einem funktionell haploiden Zustand zu gelangen, bleibt eine Chromatinhälfte kondensiert und wird wohl zusätzlich inaktiviert, während die andere Hälfte in die Interphase übergeht.
Bei beiden Vorgängen ist der Endeffekt der Gleiche. Es wird ein funktionell einkerniger Zustand hergestellt.
Im Gegensatz zur normalen Sekundärsporenbildung wird in diesem Stadium der kondensierte Teil nicht aus dem Kern ausgestoßen. Er wandert bei erneutem Auskeimen in das Sterigma ein (Abb. 107). Erst bei der nächsten Kernteilung in einer weiteren gebildeten Sekundärspore wird das inaktivierte Chromatin ausgestoßen. Solche Sekundärsporen enthalten nach der Mitose jeweils zwei aktive Kerne und einen inaktivierten Kern (Abb. 108). Beim Auskeimen mit Such- oder Infektionshyphen bleibt der inaktivierte Kern in der Basidiospore. Bei erneuter Sekundärsporenbildung wird wieder ein funktionell haploider Zustand hergestellt (Abb. 109). Beim Auskeimen wandert nur der aktive Kern in das Sterigma ein. Beide inaktivierten Kerne bleiben in der Mutterzelle zurück (Abb. 110).

Keimende Basidiosporen können die Sekundärsporenbildung abbrechen und mit Such- oder Infektionshyphen weiterwachsen, sofern während der Keimung günstigere Bedingungen auftreten (Teil A).
Ist zum Zeitpunkt der Keimungsänderung ein Kern schon inaktiviert, so keimen die Sporen mit einem

Kern weiter. Der inaktivierte Kern bleibt in der Basidiospore zurück (Abb. 111). Suchhyphen und Infektionshyphen sind in diesen Fällen monokaryotisch. Der Kern befindet sich in der Interphase. Offensichtlich ist es den Kernen in der Prophase noch möglich, ohne Kernteilung in die Interphase zurückzugehen.

Ist zum Zeitpunkt der Keimungsänderung der Kern in der Sekundärspore in einer fortgeschrittenen Mitosephase, so verläuft die Mitose normal. Such- und Infektionshyphen sind zweikernig.

Abb. 106 - 111: Kernstadien bei nachträglicher Änderung des Keimungstyp
Maßstab = 5 µm

Abb. 106: Coleosporium tussilaginis
Unreife Sekundärspore, mit Wasser überschichtet, Abbruch der Mitose
Maßstab = 5 µm

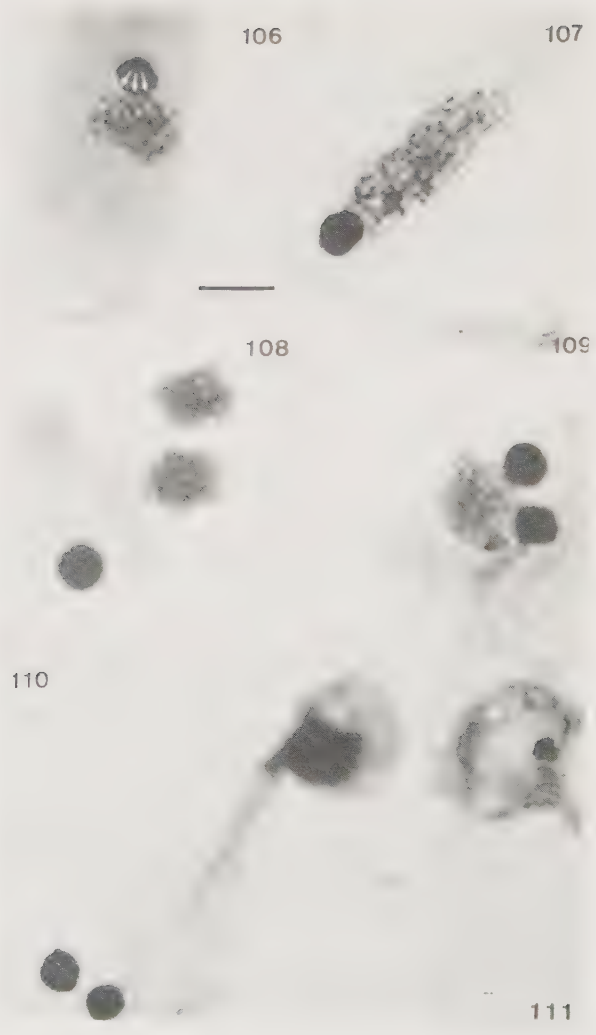
Abb. 107: Coleosporium tussilaginis
Kern im Sterigma
Maßstab = 5 µm

Abb. 108: Coleosporium tussilaginis (Methode A)
Kerne in der weiteren gebildeten Sekundärspore
Maßstab = 5 µm

Abb. 109: Coleosporium tussilaginis (Methode A)
Kerne in der Sekundärspore, die auf die Sekundärsporenbildung festgelegt ist.
Maßstab = 5 µm

Abb. 110: Coleosporium tussilaginis
Kerne bei der weiteren Sekundärsporenbildung.
Maßstab = 5 µm

Abb. 111: Gymnosporangium clavariaeforme
Inaktivierter Kern in der Basidiospore
Maßstab = 13 µm


106
107
108
109
110
111

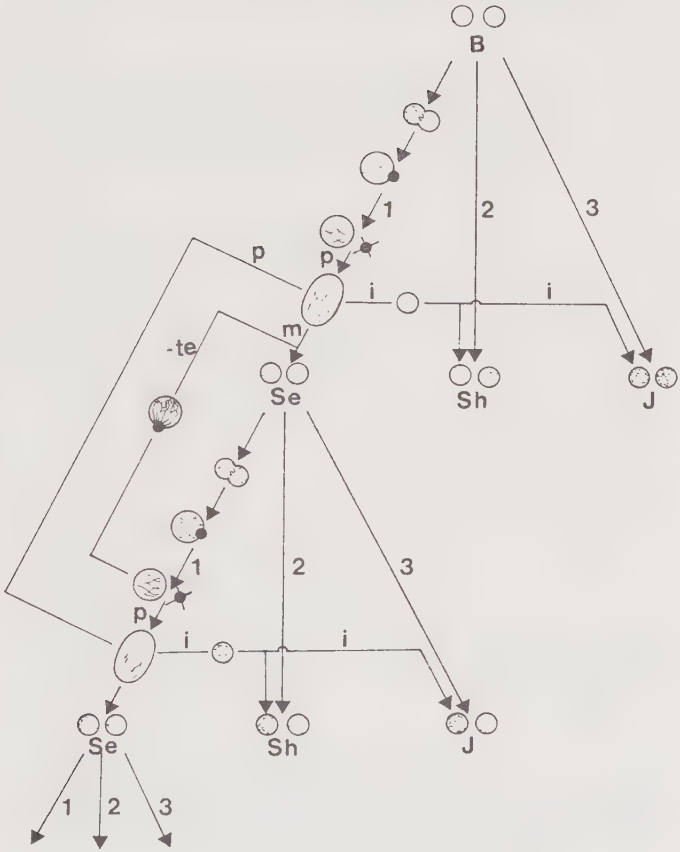
5.1. Zusammenfassung und Diskussion

Basidiosporen bilden in Wasser zwar Sterigmen, aber keine Sekundärsporen. Wird eine mit einer Sekundärsporeninitiale gekeimte Basidiospore mit Wasser überschichtet, so reift die Sekundärspore nicht aus. Es erfolgt ein erneutes Auskeimen mit einem Sterigma. Ist der Kern zum Zeitpunkt der Überschichtung in einer fortgeschrittenen mitotischen Phase, so wird die Mitose vorzeitig abgebrochen. Auf dem schnellsten Weg wird ein funktionell haploider Zustand hergestellt.
Offensichtlich kann der normale komplexe Reduktionsvorgang (unter III beschrieben) durch Abbruch der Mitose wesentlich abgekürzt oder sogar übersprungen werden.
Dieses Kernverhalten macht nochmals sehr deutlich, daß die Ausdifferenzierung von Sekundärsporen an den monokaryotischen Zustand gebunden ist. Auch wird hier nochmals eindrücklich gezeigt, wie äußere Einflüsse die Kerne in ihrem Verhalten beeinflussen.

Der Abbruch der Mitose erinnert an die Restitutionskernbildung. In vielen Geweben kommt es in vivo zur Induktion von Kernrestition. Eine Übersicht darüber liefert Nagel (1976). Im Gegensatz zur Restitutionskernbildung werden hier durch Abbruch der Mitose keine polyploiden Kerne gebildet, da eine Chromatinhälfte inaktiviert und schließlich vor der nächsten Mitose ausgestoßen wird (Schema 12).

Ähnliche Vorgänge, wie hier festgestellt, sind mir bei Basidiomyceten nicht bekannt.
Basidiosporen können die Schleudersporenbildung abbrechen und mit Such- oder Infektionshyphen weiterwachsen (Teil A). Offensichtlich können dabei Kerne in frühen Prophasestadien noch in die Interphase

zurückkehren. Sind jedoch zum Zeitpunkt der Keimungsänderung die Kerne in fortgeschrittenen Mitosestadien, so läuft die Mitose normal weiter. In Abhängigkeit von der Kernphase des Kernes zum Zeitpunkt der Keimungsänderung sind die nachfolgend gebildeten Hyphen ein- oder zweikernig.
Damit wird auch hier nochmals deutlich, daß die Ausdifferenzierung von Such- und Infektionshyphen nicht an eine bestimmte Kernzahl gebunden ist (Schema 12).
Nach Abbruch der Mitose können relativ leicht die Chromatiden gezählt werden. Bei Coleosporium tussilaginis konnten konstant 6 Chromatiden beobachtet werden. Ebenfalls die gleiche Anzahl wurde bei normal verlaufenden Mitosen festgestellt. Mit der Möglichkeit zum Mitoseabbruch dürfte eine einfache Methode vorhanden sein, die Chromosomenanzahl weiterer Rostpilzarten zu bestimmen.



Schema 12: Karyologische Verhaltensweise bei der Keimung von Basidiosporen und Sekundärsporen unter Einbeziehung von Änderungen während der Keimung (Schema 3, 4, 5). Nähere Erläuterungen im Text.

IV. LITERATURVERZEICHNIS

Aist, J. R. und Williams, P. H. 1972. Ultrastructure and time course of mitosis in the fungus Fusarium oxysporum. J. Cell Biol. 55: 368 - 389.

Aist, J. R. und Wilson, C. L. 1967. Nuclear behavior in the veg. hyphae of Ceratocystis fagacearum. Am. J. Bot. 65: 99.

Allen, R. F. 1933. A cytological study of the Teliospores, Promycelia and Sporidia in Puccinia malvacearum. Phytopath. 23: 572 - 586.

von Arx, J. A. 1967. Pilzkunde. Verlag J. Cramer, 3301 Lehre.

von Arx, J. A., van der Walt, J. P. und Liebenberg, N. V. D. M. 1982. The classification of Taphrina and other fungi with yeast-like cultural States. Mycologia 74: 285 - 296.

Ashton, M. L. und Moens, P. B. 1979. Ultrastructure of sporulation in the Hemiascomycetes Ascoidea corymbosa, A. rubescens, Cephaloascus fragrans, and Saccharomycopsis capsularis. Can. J. Bot. 57: 1259 - 1284.

Bandoni, R. J. 1961. The genus Naematelia. Am. Midl. Nat. 66: 319 - 328.

Bandoni, R. J. und Johri, B. N. 1972. Tilletiaria: a new genus in the Ustilaginales. Can. J. Bot. 50: 39 - 43.

Bauer, R. 1980. Sporenbildung bei Coleosporium tussilaginis (Persoon) Lév. Diplomarbeit Tübingen.

Bauer, R. 1981. Untersuchungen zur Ontogenie der Haplophase von Coleosporium tussilaginis (Pers.) Lév. (Uredinales). 43. Deutsche Pflanzenschutz-Tagung 203: 307 - 308 (Abstr.).

Bauer, R. 1982, Deml, G. und Oberwinkler, F. 1982. Christiansenia pallida Hauerslev, ein parasitischer Holobasidiomycet mit ontogenetischer Hefephase. Frühjahrtagung der deutschen Sektion der ASM, Darmstadt: 28 (Abstr.).

Bauer, R. 1982. Unveröffentlichte Untersuchungen.

Bega, R. V. 1960. The effekt of environment on germination of sporidia in Cronartium ribicola. Phytopathology 50: 61 - 69.

Berliner, M. D. 1954. A study of meiosis and the effects of certain antibiotics upon meiosis in Gymnosporangium. Amer. J. Bot. 41: 93 - 104.

Bezerra, J. L. und Kimbrough, J. W. 1978. A new species of Tremella parasitic on Rhytidhysterium rufulum. Can. J. Bot. 56: 3021 - 3033.

Blackmann, V. H. 1904. On the fertilization, alternation of generations, and general cytology of the Uredinae. Ann. Bot. 18: 323 - 373.

Buell, D. N., Sox, H. C. und Fahey, J. L. 1971. Immunoglobulin production in proliferating lymphoid cells. In Development Aspects of the Cell Cycle (Cameron, F. L., Padilla, G. M. und Zimmermann, A. M.) 279 - 296. Academic Press, New York und London.

Chraigie, J. H. 1927. Discovery of the function of the pycnia of the rust fungi. Nature 120: 765 - 767.

Coffey, M. D., Palevitz, B. A. und Allen, P. J. 1972. The fine structure of two rust fungi, Puccinia helianthi and Melampsora lini. Can. J. Bot. 50: 231 - 240.

Cummins, G. B. 1959. Illustrated Genera of Rust Fungi. Burgess Publ. Co. Minneapolis, Minn.

Day, A. W. 1972. Genetic implications of current models of somatic division in fungi. Can. J. Bot. 50: 1337 - 1347.

Deml, G. 1977. Feinstrukturelle Merkmalsanalysen an Ustilaginales-Arten. Z. Pilzkd. 43: 291 - 303.

Deml, G., Nebel, M. und Oberwinkler, F. 1981. Light and scanning elektron studies of spore formation in Ustilago pustulata and U. scabiosae. Can. J. Bot. 59: 122 - 128.

Dykstra, M. Y. 1974. Some ultrastructural features in the Genus Septobasidium. Can. J. Bot. 52: 971 - 972.

Ehrlich, M. A., Ehrlich, H. G. und Schafer, J. F. 1968. Septal pores in the Heterobasidiomycetidae, Puccinia graminis and Puccinia recondita. Amer. J. Bot. 55 (9): 1020 - 1027.

Franke, W. W. 1974. Structure, biochemistry, and functions of the nuclear envelope. Int. Rev. Cytol. Suppl. 4: 71 - 236.

Fuller, M. S. 1976. Mitosis in fungi. Int. Rev. Cytol. 45: 113 - 153.

Gäumann, E. 1959. Die Rostpilze Mitteleuropas. Beitr. Kryptogamenflora d. Schweiz Bd. XII Verlag Büchler, Bern.

Gäumann, E. 1964. Die Pilze. Birkhäuser Verlag, Basel und Stuttgart.

Girbardt, M. 1958. Über die Substruktur von Polystrictus versicolor L. Arch. Mikrobiol. 28: 255 - 269.

Grambow, H. J. 1979. A new perspective of the obligate parasitism of the wheat rust fungus Puccinia graminis f.sp. tritici. Habilation T. H. Aachen.

Hansen, E. M. und Patton, R. F. 1975. Types of germination and differentiation of vesicles by basidiospores of Cronartium ribicola. Phytopathology 65: 1061 - 1071.

Harder, D. E. 1976. Mitosis and cell division in some cereal rust fungi. II. The process of mitosis and cytokinesis. Can. J. Bot. 54: 995 - 1009.

Harder, D. E. 1977. Electron microscopy of teliospore formation in Puccinia coronata avenae. Physiol. Pathol. 10: 21 - 28.

Heath, I. B. 1980. Variant mitoses in lower eukaryotes: indicators of the evolution of mitosis? Int. Rev. Cytol. 64: 1 - 80.

Heath, I. B. und Heath, M. C. 1976. Ultrastructure of mitosis in the cowpea rust fungus Uromyces phaseoli var. vignae. J. Cell. Biol. 70: 592 - 607.

Heath, M. C. und Heath, I. B. 1978, Structural studies of the development of infection structures of cowpea rust, Uromyces phaseoli var. vig. I. Nucleoli and nuclei. Can. J. Bot. 56: 648 - 661.

Helfer, S. 1981. Junge Entwicklungsstadien von Puccinia perplexans, Tranzschelia fusca und Endophyllum sempervivi. Diplomarbeit Tübingen.

Honold, E. 1982. Untersuchungen an Heterobasidium annosum. Dissertation Tübingen.

Janchen, E. 1923. Die Stellung der Uredineen und Ustilagineen im System der Pilze. Oesterr. Bot. Z. 72: 164 - 180.

Jones, D. R. 1973. Ultrastructure of Septal Pore in Uromyces dianthi. Trans. Br. mycol. Soc. 61 (2): 227 - 235.

Juel, H. O. 1898. Die Kernteilungen in den Basidien und die Pylogenie der Basidiomyceten. Jahrbuch f. wissenschaftl. Bot. XXXII: 361 - 388.

Kern, F. D. 1973. A revised taxonomic account of Gymnosporangium. Pennsylvania State University Press.

Khan, S. R. und Kimbrough, J. W. 1982. A. Reevaluation of the Basidiomycetes based upon septal and basidial Structures. Mycotaxon XV: 103 - 120.

Kohno, M., Nishimura, T., Ishizaki, H. und Kunoh, H. 1975. Cytological studies on rust fungi. II. Ultrastructure of sporidia of Puccinia horiana P. Hennings. Bull. Fac. Agric. Mie Univ. (Japan) 48: 9 - 15.

Kohno, M., Nishimura, T., Noda, M., Ishizaki, H. und Kunoh, H. 1977. Cytological studies on rust fungi. VII. The nuclear behavior of Gymnosporangium asiaticum Miyabe et Yamada during the stages from teliospore germination through sporidium germination. Trans. Mycol. Soc. Jpn. 18: 211 - 219.

Kreger-van Rij, N. J. W. und Veenhuis, M. 1969. Septal pores in Endomycopsis platypodis and E. monospora. J. Gen. Microbiol. 57: 91 - 96.

Kreger-van Rij, N. W. J. und Veenhuis, M. 1971. A comparative study of the cell wall structure of basidiomycetous and related yeasts. J. Gen. Microbiol. 68: 87 - 95.

Langdon, R. F. N. und Fullerton, R. A. 1975. Sorus ontogeny and sporogenesis in some smut fungi. Aust. J. Bot. 23: 915 - 930.

Leppik, E. E. 1965. Some viewpoints on the phylogeny of rust fungi. V. Evolution of biological specialisation. Mycologia 57: 6 - 22.

Lindfors, T. 1924. Studien über den Entwicklungsverlauf bei einigen Rostpilzen aus zytologischen und anatomischen Gesichtspunkten. Svensk. Bot. Tidskr. 18: 1 - 84.

Littlefield, L. J. und Heath, M. C. 1979. Ultrastructure of rust fungi. Academic Press New York.

MaClean, D. J., Tommerup, I. C. und Scott, K. J. 1974. Genetic status of monokaryotic variants of the wheat stem rust fungus isolated from axenic culture. J. Gen. Microbiol. 84: 364 - 378.

McClaren, M. 1967. Meiosis in Coprinus atramentarius. Can. J. Bot. 45: 215 - 219.

McCully, E. K. und Robinow, C. F. 1972 a. Mitosis in heterobasidiomycetous yeasts. I. Leucosporidium scottii (Candida scottii) J. Cell. Sci. 10: 857 - 881.

McCully, E. K. und Robinow, C. F. 1972 b. Mitosis in heterobasidiomycetous yeasts. II. Rhodosporidium sp. (Rhodotorula glutinis) and Aessosproron salmonicolor (Sporobolomyces salmonicolor). J. Cell. Sci. 11: 1 - 31.

McLaughlin, D. J. 1977. Basidiospore initiation and early development in Coprinus cinereus. Am. J. Bot. 64: 1 - 16.

McLaughlin, D. J. 1979. Ultrastructure of the hymenium of Auricularia polytricha. Mushroom Sci. 10: 219 - 229.

McLaughlin, D. J. 1980. Ultrastructure of the metabasidium of Auricularia fuscosuccinea. Amer. J. Bot. 67: 1225 - 1235.

McLaughlin, D. J. 1981. The spindle pole body and postmeiotic mitosis in Auricularia fuscosuccinea. Can. J. Bot. 59: 1196 - 1206.

McLaughlin, D. J. 1982. Ultrastructure and Cytochemistry of Basidial and Basidiospore Development. In Wells, K. and Wells, E. K. 1982. Basidium and Basidiocarp: 37 - 74, Springer Verlag, New York, Heidelberg.

Metzler, B. 1980. Ontogenie von Gymnosporangium fuscum DC. (Uredinales) in der Haplophase und damit verbundene Wirt-Parasit-Beziehung. Diplomarbeit Tübingen.

Metzler, B. 1981 a. Die haploide Entwicklungsphase des Birnengitterrostes. 43. Deutsche Pflanzenschutztagung 203: 324 - 325 (Abstr.).

Metzler, B. 1981 b. Pyknidialstruktur und Pyknosporogenese bei Gymnosporangium fuscum DC. Z. Mykol. 47: 271 - 280.

Metzler, B. 1982. Untersuchungen an Heterobasidiomyceten (23): Basidiosporenkeimung und Infektionsvorgang beim Birnengitterrost. Phytopath. Z. 103: 126 - 138.

Miller, T. und Roncadori, R. W. 1966. Abjection of secondary sporidia of Cronartium fusiforme. Phytophathology 56: 1326.

Mims, C. W. 1977. Fine structure of the cedar-apple rust fungus Gymnosporangium juniperi-virginianae. Can. J. Bot. 55: 1057 - 1063.

Mims, C. W., Seabury, F. und Thurston, E. L. 1976. An ultrastructural study of spermatium formation in the rust fungus Gymnosporangium juniperi-virginianae. Am. J. Bot. 63: 997 - 1002.

Mims, C. W., Seabury, F. und Thurston, E. L. 1975. Fine structure of teliospores of the cedar-apple rust Gymnosporangium juniperi-virginianae. Can. J. Bot. 53: 544 - 552.

Moore, R. T. 1972. Ustomycota, a new division of higher fungi. Ant. van Leeuwenhoek 38: 567 - 584.

Moore, R. T. 1978. Taxonomic significance of septal ultrastructure with particular reference to the jelly fungi. Mycologia 70: 1007 - 1024.

Moore, R. T. 1980. Classification of yeasts and smuts. Bot. Marina Vol. XXIII: 363 - 373.

Moore, R. T. und McAlear, J. H. 1962. Fine Structure of Mycota. 7. Observation on Septa of Ascomycetes and Basidiomycetes. Amer. J. Bot. 49: 86 - 94.

Müller, E. 1977. Systemfragen bei Ascomyceten. In Frey, W., Hurka, H. und Oberwinkler, F., Beitr. zur Biol. der niederen Pflanzen: 43 - 57.

Müller, E. und Loeffler, W. 1982. Mykologie. Thieme, Stuttgart.

Nagel, W. 1976. Zellkern und Zellzyklen. Verlag Ulmer, Stuttgart.

Oberwinkler, F. 1977. Das neue System der Basidiomyceten. In Frey, W., Hurka, H. und Oberwinkler, F., Beitr. zur Bio. der niederen Pflanzen: 59 - 105, Fischer Stuttgart.

Oberwinkler, F. 1978. Was ist ein Basidiomycet? Z. Mycol. 44 (1): 13 - 29.

Oberwinkler, F. 1982. The Significance of the Morphology of the Basidium in the Phylogenie of Basidiomycetes. In Wells, K. und Wells, E. K. 1982. Basidium and Basidiocarp: 9 - 36, Springer Verlag New York, Heidelberg.

Oberwinkler, F. und Bandoni, R. J. 1981. Tetragoniomyces gen. nov. and Tetragoniomycetaceae fam. nov. (Tremellales). Can. J. Bot. 59: 1034 - 1040.

Oberwinkler, F. und Bandoni, R. J. 1982. Carcinomycetaceen: a new family in the Heterobasidiomycetes. Nord. J. Bot. 2: 501 - 516.

Olive, L. S. 1942. Nuclear phenomena involved at meiosis in Coleosporium helianthi. J. Elisha Mit. Sci. 58: 49.

Olive, L. S. 1949 a. A cytological study of typical and atypical basidial development in Gymnosporangium clavipes. Mycologia 41: 420 - 426.

Olive, L. S. 1949 b. Karyogamie an meiosis in the rust Coleosporium vernoniae. Am. J. Bot. 36: 41 - 54.

Pady, S. M. 1933. Teliospore development in the Pucciniastreae. Can. J. Res. 9: 458 - 485.

Pady, S. M. und Kramer, C. L. 1971. Basidiospore discharge in Gymnosporangium. Phytopathology 61: 951 - 953.

Patton, R. F. und Johnson, D. W. 1970. Mode of penetration of needles of eastern white pine by Cronartium ribicola. Phytopathology 60: 977 - 982.

Peterson, R. H. 1974. The rust fungus life cycle. Bot. Rev. 40: 453 - 513.

Poirault, G. und Raciborski, M. 1895. Sur les noyaux des Urédinées. J. de Bot. 9: 318 - 324, 325 - 332, 381 - 388.

Poon, N. H. und Day, A. W. 1976 a. Somatic nuclear division in the sporidia of Ustilago violacea. II. Ultrastructural observations. Can. J. Microbiol. 22: 495 - 506.

Poon, N. H. und Day, A. W. 1976 b. Somatic nuclear division in the sporidia of Ustilago violacea. IV. Microtubules and the spindle-pole body. Can. J. Microbiol. 22: 507 - 522.

Ramberg, J. E. und McLaughlin, D. 1980. Ultrastructural study of promycelial development and basidiospore initiation in Ustilago maydis. Can. J. Bot. 58: 1548 - 1561.

Raper, J. R. und Flexer, A. S. 1971. Mating systems an evolution of the Basidiomycetes. In Petersen, R. H. Evolution in the higher fungi: 149 - 167. Knoxville. Univ. of Tennesee Press.

Reiß, J. 1965. Ein Schnellverfahren zur Färbung der Kerne von Hefen und Schimmelpilzen (HCL-Boroviczény-Färbung). Zbl. Bakt. II 119: 490 - 494.

Reynolds, E. S. 1963. The use of lead citrate at high pH as an electron opaque stain in elektron microskopy. J. Cell. Biol. 17: 208 - 212.

Rijkenberg, F. H. J. und Truter, S. J. 1974. The ultrastructure of sporogenesis in the pyknidial stage of Puccinia sorghi. Mycolocia 66: 319 - 326.

Robb, J., Harvey, A. E. und Shaw, M. 1973. Ultrastructure of walls and septa of Cronartium ribicola on tissue cultures of Pinus monticola. Can. J. Bot. 51: 2301 - 2305.

Robinow, C. F. und Caten, C. E. 1969. Mitosis in Aspergillus nidulans. J. Cell. Sci. 5: 403 - 431.

Roncadori, R. W. 1968. The pathogenicity of secondary and tertiary basidiospores of Cronartium fusiforme. Phytopathology 58: 712 - 713.

Ruthmann, A. 1966. Methoden der Zellforschung. Verlag Kosmos, Stuttgart.

Sautter, C. 1978. Vergleichende morphologische und anatomische Untersuchungen an Polyporaceen. Dissertation Tübingen.

Savile, D. B. O. 1939. Nuclear structure and behavior in species of the Uredinales. Am. J. Bot. 26: 585 - 609.

Savile, D. B. O. 1968. Possible interrelationships between fungal groups. In Ainsworth, G. C. and Sussmann, A. S. The Fungi, Vol. III: 649 - 675. New York, London. Academic Press.

Savile, D. B. O. 1976. Evolution of the rust fungi (Uredinales) as reflected by their ecological problems. Evoltionary Biology 9: 137 - 207.

Schmitter, A. 1982. Feinstrukturelle Studien an Ustilago scabiosae. Z. Mykologie (im Druck).

Sebald, F. R. 1977. Feinstrukturstudien zur Ontogenie von Arten der Uredinales und verwandter Basidiomyceten. Dissertation Tübingen.

Setliff, E. C., Hoch, H. C. und Patton, R. F. 1974. Studies on nuclear division in basidia of Poria latemarginata. Can. J. Bot. 52: 2323 - 2333.

Spurr, A. R. 1969. A low-viscosity epoxy resin embedding medium for electron microscopy. J. Ultrastr. Res. 26: 31 - 43.

Stanley, I. N. 1949. Development of the basidium of Eocronartium muscicola. Trans. Amer. Microscop. Soc. 59: 407 - 413.

Stebbins, G. L. 1965. Some relationships between mitotic rythm, nucleic acid synthesis and morphogenesis in higher plants. Brookhaven Symp. Biol. 18: 204 - 211.

Syrop, M. und Beckett, A. 1976. Leaf curl disease of almond caused by Taphrina deformans. III. Ultrastructural cytology of the pathogens. Can. J. Bot. 54: 243 - 305.

Talbot, P. H. B. 1968. Fossilzied pre-Patouillardian taxonomy? Taxon 17: 620 - 628.

Thielke, Ch. 1972. Die Dolipore der Basidiomyceten. Arch. Mikrobiol. 82, 31 - 37.

Thielke, Ch. 1973. Intranucleäre Mitosen im homokaryotischen und dikaryotischen Mycelien von Basidiomyceten. Arch. Mikrobiol. 94: 341 - 350.

Thielke, Ch. 1974. Intranucleäre Spindel und Reduktion des Kernvolumens bei der Meiose von Coprinus radiatus (Bolt) Fr. Arch. Mikrobiol. 98: 225 - 237.

Thielke, Ch. 1975. Polyporus adustus (Polyporaceae) Intranucleäre Mitose im dikaryotischen Mycel. Encycl. Cinematographica, Göttingen: 1 - 9.

Thielke, Ch. 1976. Intranucleäre Meiose bei Agaricus bisporus. Z. Pilzkd. 42: 57 - 66.

Thielke, Chr. 1978. Feinstrukturen bei Basidiomyceten. Z. Mykol. 44: 71 - 89.

Thielke, Ch. 1982. Meiotic Divisions in the Basidium. In Wells, K. und Wells, E. K. 1982. Basidium and Basidiocarp: 75 - 93, Springer Verlag, New York Heidelberg.

Tu, C. C., Kimbrough, J. W. und Aldrich, H. C. 1977. Cytology and ultrastructure of Thanatephorus cucumeris and related taxa of the Rhizotonia complex. Can. J.Bot. 55: 2419 - 2436.

Yoon, K. 1980. Persönliche Mitteilung. In Ramberg, J. E. und McLaughlin, D. J. 1980. Ultrastructural study of prom celial development and basidiospore initiation in Ustilago maydis Can. J. Bot. 58: 1548 - 1561.

V. ERGEBNISÜBERSICHT

TEIL A: Morphologische und physiologische Untersuchungen

Die Art der Keimung von Basidiosporen, Sekundärsporen und Basidienzellen wurde bei einigen Arten untersucht.

Resultate:

a. In Abhängigkeit vom Substrat treten 3 Keimungstypen auf:
   1. Sekundärsporenbildung
   2. Ausdifferenzierung von Suchhyphen
   3. Ausdifferenzierung von Infektionshyphen

b. Basidiosporen, Sekundärsporen und Basidienzellen einer Art keimen unter gleichen Bedingungen nach demselben Keimungstyp.

c. Der Keimungstyp kann während der Keimung verändert werden.

Die Basidienentwicklung von Coleosporium tussilaginis wurde transmissionselektronenmikroskopisch untersucht.

Resultat:

Die Basidien entwickeln sich aus terminalen Hyphenzellen. Während der Basidienentwicklung verschleimt die Zellwand der Basidieninitiale. Die eigentliche Basidienzellwand entsteht sekundär.

Ohne Einschaltung einer Ruhepause phragmentiert die Basidieninitiale. Einhergehend mit der Septierung der Basidie wird eine neue Zellwandschicht um den jeweiligen Protoplasten angelegt, die bei der Keimung der Basidienzelle die alte Zellwand der Basidie durchbricht.

Die Basidienentwicklung entspricht nicht dem Probasidientyp.

TEIL B: Karyologische Untersuchungen

Basierend auf den in Teil A erzielten Erkenntnissen wurden die Keimungsstadien auf ihre karyologischen Verhältnisse hin untersucht.

Resultate:

a. Die Kernverhältnisse sind von äußeren Einflüssen abhängig.
b. Kernphasen und Differenzierungen stehen in Beziehung zueinander.
c. Schleudersporen werden im monokaryotischen Zustand gebildet, wobei sich der Kern in der Teilung befindet.
d. Bei wiederholter Schleudersporenbildung wird jeweils ein Kern inaktiviert.
e. Bei der Ausbildung von Such- und Infektionshyphen befinden sich die Kerne (der Kern) in der Interphase. Die Kernzahl bleibt unverändert.

Bei Coleosporium tussilaginis wurde der mitotische Kernzyklus, bei Gymnosporangium clavariaeforme der mitotische Kernzyklus und die meiotische Kernteilung näher untersucht.

Resultate:

a. Kerne verändern, während sie einen Zyklus durchlaufen, sehr stark ihr Volumen.
b. Bei der mitotischen und meiotischen Kernteilung tritt statt einer Metaphasenplatte eine hohlzylindrische Struktur auf, die aus mehreren parallel zur

Spindelachse verlaufenden Chromatinsträngen aufgebaut ist.

c. Die Chromosomen sind während der Kernteilung nicht in einem Sammelchromosom organisiert.

d. Die Trennung der Chromatiden (Mitose) bzw. Chromosomen (Meiose I) erfolgt asynchron, wobei die Chromatiden bzw. Chromosomen an ihren homologen Partnern vorbeigleiten.

Die Ergebnisse werden jeweils eingehend diskutiert.

LEBENSLAUF

20. 3. 1950	geboren in Großbettlingen als Sohn des Gottlieb Bauer, Maschinenarbeiter, und seiner Ehefrau Emma, geb. Henzler
1956 - 1964	Volksschule in Raidwangen, Kreis Esslingen
1964 - 1967	Lehre als Werkzeugmacher bei der Maschinenfabrik Gebr. Heller in Nürtingen, zugleich Besuch der Berufsschule in Nürtingen
Sept. 1967	Facharbeiterbrief als Werkzeugmacher
Sept. 1967 - Sept. 1968	Firma Gebr. Heller in Nürtingen
1968 - 1970	Berufsaufbauschule in Esslingen
Febr. 1970	Fachschulreife
1970 - 1972	Technische Oberschule in Stuttgart
Febr. 1972	Fachgebundene Hochschulreife
1972 - 1973	Wehrdienst in Ulm
Sept. 1973	Immatrikulation an der Eberhard-Karls-Universität in Tübingen in den Studienfächern Mathematik/Biologie (Staatsexamen)
Okt. 1975	Zwischenprüfung in Biologie
März 1976	Zwischenprüfung in Mathematik

Ab ... 1978	Studiengang Biologie (Diplom)
Okt. 1978	Vordiplom in Biologie
1979 - 1980	Anfertigung einer Diplomarbeit am Institut für Biologie I der Universität Tübingen unter der Anleitung von Prof. Dr. F. Oberwinkler über das Thema "Sporenbildung bei Coleosporium tussilaginis (Pers.) Lév."
Juli 1980	Diplom in Biologie
seit Juli 1980	Arbeit an der Dissertation am Institut für Biologie I der Universität Tübingen unter der Anleitung von Prof. Dr. F. Oberwinkler, zugleich wissenschaftliche Hilfskraft im SFB 76, Projekt N.
1974	Heirat mit Karin, geb. Schumann.
1979	Geburt unserer Tochter
1981	Geburt unseres Sohnes

Meine akademischen Lehrer waren:

R. Agerer
C. F. Bardele
D. Bunke
W. Engels
W. Felscher
W. Frey
K. P. Hadeler
A. Hager
W. Kaup
F. P. Möhres
R. Nagel
F. Oberwinkler
W. Rähle
B. Röttger
W. Sauer
H. Schaefer
K. Schmidt-Koenig
R. H. Schulz
B. Schwemmle
W. Seyffert
A. Wolf

Druck und Verarbeitung: copy shop, darmstadt, tel. 21353